Die Nukleolen
von Galtonia candicans Decsne.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen
Philosophischen Fakultät der Universität Marburg

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

vorgelegt von

Christoph Kiehn
aus Hamburg.

MARBURG
BUCHDRUCKEREI VON JOH. HAMEL
1917.

Angenommen von der philosophischen Fakultät Marburg
am 27. Juni 1917.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

Berichterstatter: Geheimer Regierungsrat Prof. Dr. A. Meyer.

Meinen lieben Eltern.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556035_0021

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 7
Über die angewandten Fixierungs- und Färbungsmethoden 7
Über die Messungsmethoden 9
Morphologischer Überblick 18
Die Nukleolen in den Geweben der Wurzel: 20
a) Wurzelhaube 20
b) Epiblem 21
c) Peridromparenchym und Endodermis 25
d) Zentralzylinder 26
Die Nukleolen im normalen Laubblatt 28
Die Nukleolen in den Zwiebelschuppen 34
Die Nukleolen etiolierter Laubblätter 39
Die Nukleolen in der Hauptachse des Blütenstandes 45
Die Nukleolen in den Deckblättern der Blüten 46
Die Nukleolen in den Perigonblättern 47
Die Nukleolen der Fruchtknotenwand und des Perikarps 48
Die Nukleolen während der Entwicklung des Pollenkorns 49
Die Nukleolen während der Entwicklung des Embryosacks und des Endosperms 53
Die Nukleolen im Embryo und in der Keimpflanze 57
Das Verhalten der Nukleolen bei der typischen Kernteilung 59
Nukleolen und Eiweißkristalle 65
Literaturverzeichnis 68

Einleitung.

Herr Professor Arthur Meyer hatte mir, als er mit der Bearbeitung des Kapitels über die Nukleolen seines Buches „Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere“ beschäftigt war, die Aufgabe gestellt, unter seiner Leitung das Verhalten der Nukleolen in allen Organen von Galtonia candicans zu untersuchen, so weit dieses aus den Bildern zu erkennen sei, welche fixierte und gefärbte Präparate liefern. Vorzüglich sollten durch genauere Messungen überall die Größenverhältnisse dieser ergastischen Gebilde festgestellt werden. Galtonia ist für solche Messungen sehr geeignet, weil in ihren Kernen nur wenige und relativ große Nukleolen gebildet werden.

Über die angewandten Fixierungs- und Färbungsmethoden.

Als Fixierungsmittel wurde vorwiegend Sublimat-Eisessig, seltener mittlere Flemmingsche Lösung benutzt. Die Fixierungsdauer betrug 2—4 Tage. Die Objekte wurden dann nach den Methoden, die Herr Professor Meyer in seinem „Ersten mikroskopischen Praktikum“ (1915, S. 198—200) angegeben hat — dort findet man auch die Zusammensetzung der genannten Fixagen —, weiter behandelt, in Mikrotomschnitte von 10 μ Dicke zerlegt und den weiter unten angeführten Färbemethoden unterworfen.

Bleibt auch die feinere Struktur des Kerngerüstes mit Sublimat-Eisessig nicht so gut erhalten als mit der Flemmingschen Lösung, so reicht die Fixierung für die Untersuchung der Nukleolen doch vollkommen aus. Die teilweise Lösung der feineren Chromatinstrukturen macht im Gegenteil das mikro-

skopische Bild übersichtlicher und erleichtert die Beobachtung der Nukleolen. Veranlaßt wurde ich zur Benutzung des Sublimat-Eisessig vorzüglich dadurch, daß in Wurzelspitzen von Allium cepa, die in dieser Flüssigkeit fixiert worden waren, nach Färbung mit Säurefuchsin (10 g Säurefuchsin Grübler, 3 ccm Anilin, 100 ccm Wasser) und nachfolgender Differenzierung in einer kaltgesättigten wässrigen Pikrinsäurelösung die Nukleolen violett erschienen, während das ruhende Chromatin und die Chromosomen rot gefärbt waren. Nach anderen Fixagen trat die Violettfärbung nicht ein; sie blieb auch bei Sublimat-Eisessig aus, wenn dem Säurefuchsin kein Anilinöl zugesetzt worden war. Die Nukleolen von Galtonia färben sich mit Säurefuchsin weniger lebhaft violett, sodaß sie sich nicht so gut vom Chromatin abheben, als ich erwartet hatte. Sehr gut lassen sich jedoch mit dieser Methode die Eiweißkristalle beobachten, da sie eine intensiv violette Färbung annehmen.

In den meisten Fällen wandte ich die Eisenalaun-Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain an (A. Meyer 1915, S. 200). Um eine gute Nukleolenfärbung zu erzielen, müssen die Objekte 24 h im Hämatoxylin verweilen. Von allen Gebilden der Zelle brauchen die Nukleolen am längsten, bis sie mit Farbstoff gesättigt sind, und zwar gilt das nicht nur für die genannte Färbung, sondern, wie eine Reihe von Versuchen über Färbung und Entfärbung bewies, die ich mit Schnitten durch Wurzelspitzen von Allium cepa ausführte, auch für Safranin, Fuchsin, Methylviolett, Methylenblau und Säurefuchsin. Umgekehrt werden die Nukleolen auch von allen Gebilden der Zelle am schwersten entfärbt.

Die Versuche zeigten ferner, daß mit Sublimat-Eisessig fixierte Schnitte, die einen Tag in einer 1%igen Chromsäurelösung gestanden hatten, und solche, die mit Flemmingscher Lösung fixiert worden waren, Safranin und Methylviolett, ebenso Fuchsin und Methylenblau bedeutend langsamer aufnahmen als mit Sublimat-Eisessig fixierte Schnitte, die frei von Chromsäure waren. Daraus geht hervor, daß die Art der Fixierung den Färbungsprozeß auch hier stark beeinflußt.

Mit der Flemmingschen Dreifarbenfärbung erhielt ich keine guten Bilder, da die Chromsäurebeize Vorbedingung für den

guten Ausfall dieser Färbung ist. Das Methylviolett dringt nach Anwendung der Sublimatfixage so rasch auch in die Nukleolen ein, daß die Safraninfärbung meist überdeckt wird. Am günstigsten zur Hervorhebung der Nukleolen erwies sich die von Montgomery (1899, S. 493) erwähnte Doppelfärbung. Die Schnitte gelangen zunächst 40 m bis 1 h in eine Lösung von Ehrlichs Alaunhämatoxylin (Lee u. Meyer 1910, S. 165), werden darauf gut gewässert und 5—10 m in eine Lösung von 0,5 g Eosin in 100 ccm 70%igem Alkohol gestellt, in 95%igem Alkohol ausgewaschen und wie üblich weiter behandelt. Nukleolen und Eiweißkristalle sind hellrot, Chromatin und Chromosomen violett. Wird die Färbung mit Hämatoxylin nicht rechtzeitig unterbrochen, so dringt es auch in die Nukleolen so stark ein, daß die Eosinlösung wirkungslos wird. Nach zwei Stunden erscheinen die Nukleolen schon fast ebenso intensiv violett gefärbt wie das Chromatin. Bei allen von mir probierten Doppelfärbungen kommt es wesentlich darauf an, daß der dunkle (blaue) Farbstoff nicht zu lange einwirkt. Die kleinen Nukleolen werden natürlich schneller durchgefärbt und entfärbt als die großen; sie verlieren bei Doppelfärbungen den roten Farbstoff schneller; ebenso dringt der blaue Farbstoff rascher ein und überdeckt die rote Färbung. *Somit verhalten sich die kleinen Nukleolen ähnlich wie die Chromatinkörner und die ebenfalls relativ kleinen Chromosomen.* In den meisten Arbeiten über die Kernteilungen von Galtonia — wie in Arbeiten über Kernteilungen überhaupt — wird erwähnt, daß die neuen Nukleolen der jungen Tochterkerne und extranukleare Nukleolen, die zuweilen in der Metaphase auftreten, sich wie die Chromosomen färben und daraus auf eine genetische Beziehung zwischen Nukleolen und Chromatin geschlossen. Die abweichende Färbung jener Nukleolen gegenüber denen in ruhenden Kernen beruht aber wahrscheinlich nur darauf, daß sie kleiner sind als diese.

Über die Messungsmethoden.

Zur Messung der Nukleolen und Kerne wurden die Umrisse ihrer optischen Querschnitte mit dem Abbeschen Zeichenapparat aufgezeichnet (A. Meyer 1903, S. 67—69, u. 1915, S. 105—110).

Dazu wurde stets die homogene Ölimmersion $\frac{1}{12}$ in Verbindung mit dem Okular 4 von Zeiß und ein Zeichenklotz von 7 cm Höhe benutzt, sodaß der Abstand der Zeichenfläche vom Prisma des Zeichenapparates 36 cm betrug. Zur bequemeren Messung stellte ich einen Maßstab dadurch her, daß ich fünf Teilstriche eines Objektmikrometers bei derselben Vergrößerung auf starkes Papier zeichnete und die 0,01 mm-Teile nochmals in zehn Teile teilte, sodaß ich einen Mikromillimeter-Maßstab erhielt. Da die Entfernung zwischen je zwei Mikrometerteilstrichen (= 0,01 mm) 13 mm betrug, war die Vergrößerung des Objekts in der Zeichnung 1300fach.

Mit diesem Maßstab wurde zuerst der größte Durchmesser des meist ovalen bis elliptischen Umrisses ermittelt. Er ist im folgenden als „größter Längsdurchmesser" bezeichnet und mit L oder l abgekürzt, je nachdem er sich auf Kerne oder Nukleolen bezieht. Dann wurde der größte der darauf senkrecht stehenden Durchmesser bestimmt: „größter Querdurchmesser", abgekürzt Q bzw. q. Die Kernmaße sind gewöhnlich in noch einfacherer Schreibweise angegeben, die aus folgendem Beispiel hervorgeht: Kerngröße 10/8 bedeutet, daß der größte Längsdurchmesser des Kerns 10 μ, sein größter Querdruchmesser 8 μ beträgt.

Die Berechnung des Kernvolumens ist nicht allgemein möglich, denn nicht in allen Geweben sind die Kerne nahezu kugelig oder ellipsoidisch und so gleichmäßig geformt, wie aus den unten angeführten Tabellen I für die Kerne des Peridromparenchyms hervorgeht. Vielmehr sind sie oft linsenförmig abgeplattet, besonders wenn sie im zytoplasmatischen Wandbelag liegen; oder sie sind langzylindrisch ausgezogen, wie die Kerne des Siebteilparenchyms (Tabelle II). Für letztere ist das Verhältnis $\frac{Q}{L}$ im Mittel etwa 0,35, doch findet man im Siebteilparenchym der Wurzel als extreme Fälle Kerne mit dem Verhältnis $\frac{Q}{L} = 0{,}11$.

Wie die Beobachtungen lebender Objekte ergeben, sind die Nukleolen normaler, ruhender Kerne dagegen meist annähernd kugelig oder doch nur wenig in einer Richtung gestreckt, aber nie linsenförmig abgeplattet; die Form des Kerns

spielt dabei keine Rolle. Daß hinsichtlich der Gestalt z. B. kein Unterschied zwischen den Nukleolen rundlicher und langgestreckter Kerne besteht, lehrt ein Vergleich der Tabellen I und II. Als mittleres Verhältnis $\frac{q}{l}$ ergiebt sich etwa 0,85; es weicht also nicht sehr von 1 ab. Extremwerte liefern schon die Durchmesserpaare $4^1/_2/3$ (Tab. I b, 15) und 3/2 (Tab. II, 1) mit $\frac{q}{l} = 0{,}67$ und $5/3^1/_2$ (Tab. I a, 22) mit $\frac{q}{l} = 0{,}7$. Gestrecktere Nukleolen kommen nur in der Zone vor, in welcher die Hauptstreckung der Leitbündelelemente stattfindet. Da diese Zone unmittelbar auf das Teilungsgewebe folgt, so daß noch keine Differenzierung der Leitbündelelemente erkennbar ist, kam sie für unsere Messungen, die sich, wenn nicht besonders bemerkt, stets auf fertige Gewebe beziehen, nicht in Betracht (vergl. S. 26).

Da in langgestreckten Kernen der größte Längsdurchmesser der Nukleolen in der Regel die gleiche Richtung hat wie der Längsdurchmesser des Kerns und die Nukleolen auf Querschnitten nahezu kreisförmig sind, darf man sie als Rotationsellipsoide um den Längsdurchmesser als Rotationsachse ansehen. Der größte Längsdurchmesser der Nukleolen rundlicher und ovaler Kerne hat dagegen weder eine bestimmte Lage zum Längsdurchmesser der Kerne noch zur Längsachse des betreffenden Organs. Daher kann er in allen möglichen Richtungen zur Schnittebene liegen. Mithin stellt der größte Längsdurchmesser des gezeichneten Umrisses oft nicht die wahre Länge des größten Durchmessers des betreffenden Nukleolus dar. Da es uns nur auf vergleichbare, nicht auf absolute Werte ankommt, erhalten wir bei Verwendung von Durchschnittswerten aus vielen Messungen auch für die Größen der Nukleolen rundlicher und ovaler Kerne brauchbare Resultate, wie die Tabellen I beweisen. Daraus geht auch hervor, wie viele Messungen zur Gewinnung vergleichbarer Durchschnittszahlen notwendig sind und ferner, ob diese durch die Richtung der Schnittebene beeinflußt werden. Alle Messungen wurden an Kernen der dritten bis sechsten Peridromparenchymschicht von ein und derselben Wurzel und in etwa 1 cm Entfernung vom Wurzelscheitel vorgenommen. In Tabelle I a ist das Er-

gebnis der Messung von 50 Kernen und ihren Nukleolen aus radialen Längsschnitten dargestellt; Tabelle I b gibt die Maße von 50 Kernen und Nukleolen aus der Mitte von tangentialen Längsschnitten an. Die Durchmesser der Tabellen I a und I b gehören also zwei senkrecht aufeinanderstehenden Schnittebenen an.

Tabelle **I a** (radiale Längsschnitte).

Nr.	Kern		Nukleolus				Nr.	Kern		Nukleolus			
	L	Q	l	q	V			L	Q	l	q	V	
	14	11	4½	3½	28			10	9	5	4	41	
	13	10	4	4	33			12	8	4	3½	25	
	12	10	4½	4	37			10	9	5	3½	32	
	11	9	4½	4	37			12	9	5	3½	32	34,4
5	11	11	4	3½	25		30	11	10	4½	4	37	[36,3]
	12	8	4½	4	37			13	10	4½	4	37	
	13	9	4½	4½	47			13	9	4	3	18	
	12	9	4	3½	25			12	10	3½	3	16	
	14	13	5	5	65	37,5		10	9	4½	3½	28	
10	13	9	5	4	41	[37,5]	35	11	9	4	3	18	
	11	9	4	3½	25			12	10	5	3½	32	
	11	8	4	3½	25			12	11	4	3½	25	
	10	8	4½	3½	28			14	9	5	4	41	
	10	9	4	3½	25			10	8	4	3½	25	32,2
15	12	10	5	4	41		40	13	11	4	3	18	[25,8]
	12	10	5	4	41			12	9	5	4	41	
	12	9	4½	4	37			12	11	4	4	33	
	9	9	4	3	18			14	11	3½	3	16	
	10	9	4½	3½	28	33,4		11	8	3	2½	10	
20	11	10	4	3½	25	[29,3]	45	13	9	4	3½	25	
	15	12	5	5	65			12	11	4	3	18	
	10	9	5	3½	32			15	8	5	3½	32	
	12	9	4½	4	37			13	8	4	3½	25	
	11	11	4½	4	37			12	8	5	4	41	31,4
25	11	8	4	3½	25		50	11	9	5	4	41	[28,2]

Tabelle **I b** (tangentiale Längsschnitte).

Nr.	Kern		Nukleolus				Nr.	Kern		Nukleolus			
	L	Q	l	q	V			L	Q	l	q	V	
	12	10	4½	3¾	33			12	10	5	4	41	
	11	10	4¾	4	40			12	9	4½	3½	28	
	11	10	4	3½	25			11	8	3½	3½	22	
	12	10	4	4	33			12	10	4½	3½	28	31,5
5	12	8	4½	4	37		30	12	11	4	3½	25	[31,4]
	12	9	4½	3¾	33			12	10	4	3½	25	
	12	9	4½	4	37			13	9	4½	3½	28	
	11	10	5	4½	53			13	10	4½	3½	28	
	14	10	4½	3½	28	33,7		13	8	4	3	18	
10	10	8	4	3	18	[33,7]	35	13	10	4	3½	25	
	12	11	4	3½	25			14	11	4	4	33	
	12	11	3½	3½	22			12	9	4½	3½	28	
	14	11	4½	4	37			13	12	4	3	18	
	14	9	3½	3	16			13	10	5	3½	32	30,1
15	12	9	4½	3	21		40	12	10	4	3½	25	[26,0]
	13	11	5	4	41			12	10	4½	4	37	
	12	9	4½	3½	28			13	8	4½	3½	28	
	12	12	4	3½	25			11	10	4	3½	25	
	12	10	4	4	33	31,5		12	9	4½	4	37	
20	13	11	5	4	41	[28,9]	45	15	9	5½	4½	58	
	12	9	4½	3	21			10	8	4	4	33	
	12	9	4½	4	37			12	10	5	4	41	
	13	10	4	3½	25			11	8	4	4	33	
	13	12	4½	4½	47			12	10	5	4	41	31,2
25	12	12	4¾	4	40		50	12	8	4½	3½	28	[36,1]

Aus Tabelle I a ergiebt sich als mittlerer Längsdurchmesser l = 4,39, als mittlerer Querdurchmesser q = 3,67. Die entsprechenden Werte aus Tabelle I b sind l = 4,37 und q = 3,69. *Auf die Durchschnittswerte hat demnach die Lage der Schnittebene gar keinen Einfluß.* Ferner zeigen die Tabellen, daß die Durchmesser der Nukleolen nach allen Richtungen hin nur wenig voneinander abweichen. Immerhin ist die Streckung zu

groß, um die Nukleolen als Kugeln berechnen zu können. Läßt sich auch nicht mit Sicherheit nachweisen, daß die Nukleolen in rundlichen Kernen ebenso wie die Nukleolen langgestreckter Kerne Rotationsellipsoide um den Längsdurchmesser sind, so kommt doch diese Form ihrer wahren Gestalt jedenfalls am nächsten. Demnach wird das Volumen $V = \frac{\pi}{6} \cdot lq^2 = 0{,}52 \cdot lq^2$; wegen der Ungenauigkeit der Formel und der relativen Unsicherheit von l und q kommt man, wenn die Nukleolen nicht sehr groß sind, mit der Formel $V = \frac{1}{2} \cdot lq^2$ aus.

Um einen Anhalt für die Fehlergrenzen zu gewinnen, die bei Anwendung der gewählten Berechnungsformel bestehen, wollen wir einmal annehmen, es handle sich um einen linsenförmigen Nukleolus, der also einem Rotationsellipsoid um den Querdurchmesser ähnelte. Wenn dieser von der schmalen Seite gemessen worden wäre, so würde bei obiger Berechnung sein Volumen im Verhältnis $lq^2 : l^2q = \frac{q}{l}$ zu klein ausfallen, im Mittel also um 15%. Läge er so zur Schnittebene, daß man gerade auf seinen größten Kreis blickte, würde man eine Volumenzahl erhalten, die im Verhältnis $l^3 : l^2q$ zu groß wäre, bei mittlerer Größe etwa um 18%. In allen anderen Lagen, in denen der größte Durchmesser perspektivisch verkürzt erscheint, würde der Fehler geringer werden, ebenso für alle anderen ellipsoidischen Formen. Da nun linsenförmige Nukleolen, wenn sie überhaupt vorkommen, jedenfalls sehr selten sind und auf die in der Arbeit angeführten Durchschnittswerte keinen Einfluß haben können, bleiben die Fehler in Wirklichkeit weit unterhalb der angeführten Grenzen.

Da die Streckung der einzelnen Nukleolen verschieden ist, darf man das Durchschnittsvolumen nicht einfach aus den Durchschnittswerten von l und q berechnen. Dieses Verfahren wird überhaupt unmöglich, wenn die Kerne zwei oder mehrere Nukleolen enthalten, da man doch *stets das Gesamtvolumen der Nukleolarsubstanz* in den Kernen vergleichen muß. Man muß daher *das Volumen von jedem einzelnen Nukleolus für sich* berechnen (siehe Tabelle II).

Aus den Tabellen I ersieht man, daß das Gesamtvolumen in den einzelnen Kernen stark schwankt, hier zwischen 10 (Ia, 45) und 65 (Ia, 9), daß aber die Extremwerte recht selten sind. Die Durchschnittswerte aus je 10 Messungen — die in eckige Klammern eingeschlossenen Zahlen — schwanken auch noch beträchtlich: zwischen 25,8 und 37,5. Die Möglichkeit, daß Werte über und unter dem Durchschnitt sich häufen, ist noch recht groß. *Der Durchschnitt aus 20 Messungen ist aber schon hinreichend genau* (die über den eingeklammerten Zahlen stehenden Werte sind die Durchschnitte aus den ersten 10, 20, 30, 40, 50 Messungen). In Tabelle Ia weicht er noch um 6% von dem Durchschnitt aus 50 Messungen ab, aber nur, weil zufällig unter den ersten 10 Nukleolen mehrere sehr groß sind. Der Durchschnitt aus den ersten 20 Messungen der Tabelle Ib weicht dagegen von dem aus 50 Messungen um weniger als 1% ab.

Tabelle II

(Siebteilparenchym des normalen Laubblattes; Längsschnitte).

Nr.	Kern L	Kern Q	Nukleolus l	Nukleolus q	Nukleolus V		Nr.	Kern L	Kern Q	Nukleolus l	Nukleolus q	Nukleolus V	
	15	5	3	2	6,2			19	7	3	2¼	7,8	
	22	4	3	2½	10			21	8	2½	2	5,2	9,2
	13	6	2½	2	5,2	7,5				2	2	4	
			2	1½	2,3			15	9	2	2	4	7
	13	7	2½	2	5,2					2	1¾	3	
			2½	2	5,2			15	6	2½	2½	8	
5	15	5	1	1	0,2	5,7	15	18	6	2¼	1¾	3,3	5,1
	15	6	3	2½	10					2½	1½	1,8	
	14	6	2¼	1¾	3,3	5,6		24	5	2¼	2	4,7	8,7
			2	1½	2,3					2	2	4	
	17	5	2½	2	5,2	7,5		12	7	2	2	4	
			2	1½	2,3			17	8	3½	2½	11,4	
	15	10	2½	2¼	6,5	8,8		19	6	2½	2	5,2	7,5
			2	1½	2,3					2	1½	2,3	
10	12	7	3	2½	10	7,65	20	14	7	3	2½	10	8,26 [8,87]

Wie Tabelle II zeigt, sind die Nukleolen im Siebteilparenchym nicht nur bedeutend kleiner, sondern auch die relativen Schwankungen geringer; die Extremwerte sind 4 und 11,4. Der Durchschnitt aus den ersten 10 Messungen ergibt 7,65, aus 20 Messungen 8,26. Der erste Wert weicht also nur wenig von dem zweiten ab, sodaß hier 10 Messungen schon nahezu ausreichen; 20 Messungen genügen jedenfalls vollständig.

Außer den Fehlern der Berechnungsmethode kommen die Fehler in Betracht, die beim Nachzeichnen der Konturen der mikroskopischen Bilder und beim Ablesen mit dem Maßstab entstehen können. Zwar habe ich mich bemüht, die Umrisse stets so nachzuziehen, daß die äußerste Kontur des Bleistiftstriches mit der äußersten Kontur des Nukleolus zusammenfiel. In stark gefärbten Präparaten und in Kernen mit dicht liegenden Chromatinkörnern sind die Nukleolen aber nicht immer gut zu sehen, sodaß eine geringe Verschiebung der Umrißlinie leicht möglich ist. Da aber die Wahrscheinlichkeit einer Verschiebung nach außen und nach innen gleich groß ist, gleichen sich die Fehler meist teilweise schon bei der einzelnen Messung aus, können jedenfalls auf die Durchschnitte aus 20 Messungen kaum einen Einfluß ausüben, um so weniger, als schlecht sichtbare Nukleolen nach Möglichkeit nicht mitgemessen wurden. Beim Ablesen mit dem Maßstab ist häufig auf halbe μ abgerundet worden, sodaß eine Unsicherheit von $\pm \frac{1}{4}$ μ entstehen kann; das bedeutet für einen Nukleolus von der mittleren Größe 4 μ einen Fehler von 6¼%. Das Volumen kann demnach nur $\left(\frac{15}{16}\right)^3 = 0{,}82$ oder bis $\left(\frac{17}{16}\right)^3 = 1{,}2$ betragen. Im Einzelfall liegen also die Messungsfehler zwischen ± 20%, sind allerdings in der Regel geringer und heben sich jedenfalls in unseren Durchschnittswerten nahezu auf.

Über die in dieser Arbeit angeführten Zahlen gilt also Folgendes: *Sämtliche Volumenzahlen stellen Durchschnittswerte aus 20 Messungen dar;* Ausnahmen sind besonders bemerkt; um den Grad der Schwankungen erkennen zu lassen, sind die Maximal- und Minimalwerte in Klammern hinzugesetzt worden; sämtliche Volumenzahlen bedeuten Kubikmikromillimeter (1 μ^3 =

$1 \cdot 10^{-9}$ mm³). *Die Einzelmessungen können im Grenzfall um 20% unsicher sein;* aber selbst wenn die Fehler für die Durchschnittswerte ebenso groß wären, würden sie für unsere Zwecke noch brauchbar sein, da wir unsere *Schlüsse nur aus relativ großen Volumenänderungen gezogen* haben; z. B. betrug in den Geweben etiolierter Pflanzen die Abnahme der Nukleolen durchschnittlich über 80%. Endlich ist zu berichten, daß sämtliche Zahlen *absolut nur für fixiertes Material* gelten, daß aber, wie ich gleich zeigen werde, ihre *relative* Gültigkeit dadurch nur wenig beeinflußt wird.

Wie ich an den Kernen und Nukleolen der Epidermiszellen der Blattspreite feststellte, verkürzen sich die Durchmesser annähernd runder Kerne und Nukleolen durch die Fixierung mit absolutem Alkohol, ebenso mit Sublimat-Eisessig und mittlerer Flemmingscher Lösung bei Nachbehandlung mit absolutem Alkohol um 10—15%; die Nukleolen ziehen sich im allgemeinen etwas stärker zusammen als die Kerne. Das Volumen wird dadurch also auf mindestens $\left(\frac{9}{10}\right)^3 = 0{,}729$ oder um mindestens 27% verringert. Das Maß der Kontraktion wurde ermittelt, indem ein und derselbe Kern im lebenden Zustand gemessen, dann unter dem Mikroskop mit der Fixierungsflüssigkeit versetzt und nach drei- bis vierstündiger Einwirkung wieder gemessen wurde. Aus 10 bis 15 solcher Versuche wurde jedesmal der Durchschnitt genommen.

Der Längsdurchmesser zieht sich bei der Fixierung häufig etwas stärker zusammen als der Querdurchmesser; bei extrem langgestreckten Kernen kann die Verkürzung von L über 30% betragen, während Q sogar etwas zunimmt (bei einem Versuch sank L von 45 auf 32 μ, während Q von 25 auf 27 μ wuchs). *Es findet also bei der Fixierung eine Annäherung an die Kugelgestalt statt.* Daher gilt, wie bemerkt, obige Kontraktionsziffer nur für annähernd runde Kerne und Nukleolen. Da *unter den gemessenen Nukleolen keine extremen Formen* vorkamen, kann sich das Verhältnis $\frac{q}{l}$ nur wenig geändert haben, sodaß die Verhältnisse der Nukleolarvolumina annähernd auch für lebendes Material gelten dürften.

Größenangaben über die Nukleolen finden sich in der bisher über Galtonia candicans erschienenen Literatur nirgends. Überall wo die Nukleolen erwähnt werden, handelt es sich ausschließlich um ihr Verhalten bei der Kernteilung.

Morphologischer Überblick.

Den Untersuchungen über die Nukleolen in den verschiedenen Organen sei ein Überblick über die Morphologie der Pflanze vorausgeschickt. Die Anatomie der Gewebe ist, soweit notwendig, in den einzelnen Kapiteln behandelt.

Bei der Keimung hebt das fadenförmige, ausgewachsen 10—12 cm lange Keimblatt mit seiner hakenförmig gekrümmten Spitze, dem „Sauger", den länglich-dreikantigen Samen aus der Erde empor, bis dieser vollständig ausgesogen ist und mit dem abgestorbenen Sauger abfällt. Wie bei allen Liliazeen bildet der Embryo keine Haustorien, sondern saugt das Endosperm durch die nicht besonders differenzierten, kutikulafreien Epidermiszellen aus (vergl. Ebeling S. 193). Der „Leiter" des Keimblattes ist fast stielrund, nur der obere Teil etwas plattgedrückt. Sein anatomischer Bau stimmt im wesentlichen mit dem der Laubblätter überein; der Hauptunterschied besteht in der Zahl der Leitbündel. Das Keimblatt wird nämlich nur von zwei kollateralen Leitbündeln durchzogen, die einander gegenüberstehend in der Peripherie des zentralen Parenchyms verlaufen. Die weiße, bis auf einen schmalen Spalt geschlossene Keimblattscheide wird schon frühzeitig durch die Ausbildung der Achsenknospe etwas bauchig aufgetrieben.

Aus dem Spalt der Scheide wachsen die drei ebenfalls zylindrischen, etwas abgeflachten Laubblätter der ersten Jahresproduktion hervor. Das Keimblatt und die ersten Laubblätter nehmen $^1/_2$-Stellung ein. Im Juli, am Ende der ersten Vegetationsperiode, sterben die Spreiten der vier Blätter ab, während ihre Basen zu fleischigen, stärkeführenden Speicherschuppen geworden sind. Näheres über die Keimung von Galtonia findet man bei Klebs (I S. 537) und bei Schlickum (S. 12—14).

Blühreif wird die Pflanze nach der 5. bis 6. Vegetationsperiode. Zur Blütezeit hat die Zwiebel etwa folgenden Bau.

Ihr Durchmesser beträgt 4—7 cm. An der freien Zwiebelachse, die 30—50 etwa 15 cm lange Nebenwurzeln trägt, kann man 4—8 deutliche Blattnarben unterscheiden. Die äußerste Umhüllung der Zwiebel besteht aus 2—3 bräunlichen, dünnhäutigen Schalen, deren Ursprung sich nicht mehr bestimmen läßt. Darunter sitzen 3—5 Niederblätter, von denen die äußeren schon ziemlich ausgesogen und daher fast durchscheinend sind. Dann folgen 4—5 (selten bis 7) fleischige, keine geschlossene Scheide darstellende Schuppen, die an ihrem oberen Rande eine Narbe tragen und daher als die Basen der vorjährigen Laubblätter anzusehen sind. In der Achsel des letzten findet sich häufig der Rest der vorjährigen Blütenstandsachse. Oberhalb davon folgen 3—5 weiße, eine vollständige Scheide bildende Niederblätter oder Knospenschuppen. Alle sind in ihrem unteren Teil fleischig; nur eine schmale Zone des oberen Randes ist dünnhäutig. Auf die Knospenschuppen folgen unmittelbar 4—5 (selten bis 7) Laubblätter von 50—80 cm Länge und 4—5 cm größter Breite. Sie haben keine geschlossene Scheide und nehmen ungefähr $^1/_3$-Stellung ein.

Die Achse des ausgewachsenen Blütenstandes ist 80 bis 120 cm lang und trägt in den Achseln von lanzettlichen, 5 bis 10 cm langen Deckblättern etwa 20 langgestielte weiße Blüten, die mit der Divergenz $\frac{5}{13}$ angeordnet sind (vergl. Schumann S. 20). Die Früchte werden etwa 5 cm lang, zuletzt trockenhäutig und springen im Oktober auf, um die schwarzen, 4 bis 5 mm langen Samen zu entlassen.

In der Achsel, welche das innerste Laubblatt mit der diesjährigen Blütenstandsachse bildet, steht die Hauptknospe, die im nächsten Jahre wieder Blüten liefert. Ihre äußerste Hülle sind wieder 3—5 Niederblätter, deren ältestes vor der diesjährigen Blütenstandsachse steht und von dieser etwas eingedrückt ist.

Nach der Blütezeit werden die Basen der diesjährigen Laubblätter breiter und fleischiger und in stärkereiche Speicherschuppen umgewandelt. Im Herbst stirbt die Spreite längs einer bestimmten Linie ab. Am Anfang der nächsten Vegetationsperiode werden die nunmehr „vorjährigen“ Laubblattbasen teilweise ausgesogen, im Herbst wieder gefüllt, um im dritten

Jahre als die äußerste Hülle der Zwiebel abzusterben, nachdem ihnen sämtliche Reservestoffe entzogen wurden.

Nunmehr gehe ich zu dem Verhalten der Nukleolen in den einzelnen Organen von Galtonia über, und zwar will ich mit den unterirdischen Teilen beginnen.

Die Nukleolen in den Geweben der Wurzel.

Wurzelhaube und Epiblem gehen aus gemeinsamem Meristem hervor; ein zweites Meristem bildet das Peridromparenchym und die Endodermis, ein drittes den Zentralzylinder: Typus 2 des Vegetationspunktes der Wurzel bei A. Meyer 1915, S. 171.

a) Die Wurzelhaube. Ihre jüngsten Zellen sind quer zur Längsachse der Wurzel gestreckt oder isodiametrisch und mit einem relativ großen Kern versehen (Fig. 1a). Die Durchmesser der Zellen sind etwa 20 μ und 12 μ, die mittlere Kerngröße beträgt 8/6. Das Kerngerüst macht in meinen fixierten Präparaten den Eindruck eines dichten Netzwerks von relativ schwach färbbaren „Fäden", in deren Knoten stark färbbare „Chromatinkörner" liegen. In der Mitte, von einer großen chromatinfreien Zone umgeben, liegt der Nukleolus, in dem stets ein oder mehrere „Höhlchen" erkennbar sind; zwei Nukleolen kommen etwas seltener vor. Das mittlere GN*) ist 12 (Max. 21, Min. 6).

Fig. 1. Vergr. 875.
(Gez. mit Zeichenapparat, Öl-Im. $\frac{1}{12}$, Ok. 4).

In den drei nach außen folgenden Schichten sind die Zellen in der Längsrichtung der Wurzel gestreckt, gleichen aber sonst den oben beschriebenen Zellen (Fig. 1b).

*) GN = Gesamtvolumen der Nukleolen.

Fig. d zeigt eine lebende Zelle aus dieser Zone. *Der „Hof" um den Nukleolus fehlt vollständig,* er ist ein Kunstprodukt der Fixierung und entsteht durch die dabei stattfindende Kontraktion des Kerngerüstes und des Nukleolus. Die mittlere Kerngröße beträgt 9/6, GN nur noch 7 (Max. 16, Min. 4). Im Zytoplasma lebender Zellen sieht man besonders in der Umgebung des Kerns viele Stärkekörner liegen (Fig. 1d).

Von der fünften Reihe an sind die Zellen langgestreckt (bis über 50 μ). Ihr Zytoplasma erscheint vakuolig und erfüllt nicht mehr die ganze Zelle; gewöhnlich hat es sich in fixiertem Material von der Wand abgelöst und um den Kern zusammengezogen (Fig. e). Letzterer ist noch etwas größer geworden (12,8) und weist ein lockeres Netzwerk auf, in dem die Chromatinkörner viel weniger dicht liegen; ihre Zahl hat sichtbar abgenommen. Die kleinen Nukleolen, deren Gesamtvolumen noch etwa 2 μ^3 (Max. 2,8, Min. 0,5) beträgt, sind nicht mehr von einem deutlichen Hof umgeben. Stärke ist selbst mit Chloraljod nur noch selten nachweisbar. In den bedeutend kleineren Kernen der äußersten kernhaltigen Zellen scheint das Chromatin nur noch in der Peripherie vorzukommen. Die Nukleolen sind entweder unter 1 μ groß (Fig. f) oder fehlen ganz (Fig. g).

Die Zellen der äußersten Spitze sind kernlos und vollständig leer; sie sind abgestorben und stoßen sich an der Oberfläche ab.

Eine Änderung der Form beim allmählichen Verschwinden ist an den Nukleolen ebenso wenig wie an den Kernen zu bemerken. Wo sie bei letzteren vorzukommen scheint, ist sie ein Kunstprodukt und beruht wohl auf dem unregelmäßigen Eindringen der Fixage, wie es bei dem lockeren Gewebe der Fixage häufig vorkommt (Fig. c).

b) Das Epiblem. Im fertigen Zustand bildet es die äußerste Zellschicht der Wurzel. Nahe der Spitze, so lange seine Zellen noch in lebhafter Teilung begriffen sind, wird es von mehreren allmählich auskeilenden Schichten langgestreckter Zellen der Wurzelhaube überdeckt; für diese gilt bezüglich der Kerne und Nukleolen das über die Zellen an der Spitze der Haube Gesagte.

Die Zellen des jüngsten Epiblems sind während des Interphasezustands der Kerne — mit Interphase bezeichnet Lundegardh (1912a S. 211) den Zustand zwischen zwei rasch aufeinander folgenden Kernteilungen zum Unterschied vom typischen Ruhezustand der Kerne in fertigen Geweben — auf Längsschnitten nahezu quadratisch oder etwas quergestreckt und messen 9 bis 15 μ im Durchmesser. Der Kern mißt in der Querrichtung der Wurzel durchschnittlich 11 μ, in der Längsrichtung 8 μ. Für das Kerngerüst gilt das über die jungen Zellen der Wurzelhaube Gesagte. Meist ist nur ein Nukleolus von der Größe $4^{1}/_{2}3^{3}/_{4}$, seltener zwei Nukleolen von gleichem Gesamtvolumen vorhanden; dieses ist 30 (Max. 47, Min. 16).

Näher der Basis, in der Zone, wo die Teilungen allmählich aufhören, sind die Zellen größer, und zwar stark quergestreckt; kurz vor einer neuen Teilung messen sie in der Längsrichtung der Wurzel etwa 10 μ, in der Querrichtung 25 μ (Fig. 2c u. d). Die Kerne und Nukleolen sind auch größer, und zwar beträgt die Kerngröße 13,8, die der Nukleolen $5/4^{1}/_{2}$, ihr Gesamtvolumen 50 (Max. 6,2, Min. 33). Zuweilen findet man einen biskuitförmigen oder langgestreckten Nukleolus.

Noch näher der Basis hört die Teilung auf und die Zellen beginnen sich zu strecken. Von hier aus bilden sie die äußerste Zellschicht der Wurzel. Sie erreichen rasch eine Länge von 50—60 μ, werden langsam auch noch länger, während der Querdurchmesser zwischen 20 und 25 μ verharrt. Das Zytoplasma erscheint in fixierten Präparaten ziemlich grob vakuolig und ist auf den peripheren Teil der Zelle beschränkt. Der Kern geht in den *eigentlichen Ruhezustand* über, der sich von dem der Interphase durch die geringere Größe und gleichmäßigere Verteilung der Chromatinkörner unterscheidet (Fig. 2e). Der Längsdurchmesser des Kerns liegt jetzt gewöhnlich in der Längsachse der Wurzel; die Kerngröße beträgt 14/11. Der Nukleolus mißt $4^{1}/_{2}/4$ bei einem Volumen von 35 (Max. 56, Min. 24). *In den fertigen Zellen ist das Gesamtvolumen der Nukleolen also beträchtlich geringer als in den letzten Zellen des Teilungsgewebes.*

Zwei Nukleolen treten nach Aufhören der Teilungen in den Kernen nur ganz vereinzelt auf. Auf einem Schnitt zählte ich unter 27 Kernen einen mit zwei Nukleolen, auf einem andern

unter 45 Kernen fünf, davon lagen aber drei Kerne in der Zone, in der die Streckung eben begonnen hatte. Als Seltenheit findet man in den Kernen der Hauptwachstumszone der Zellen einen langgestreckten bis hantelförmigen Nukleolus.

In den letzten Zellen des Teilungsgewebes treten in den Kernen Eiweißkristalle auf, die zuerst klein und von rundlichem Umriß sind, in den älteren Zellen aber deutliche Kristallform annehmen. Sie liegen in fixierten Zellen gewöhnlich in einer besonderen chromatinfreien Zone (Fig. 2e), die aber mit dem „Hof" des Nukleolus verschmelzen kann, so daß es aussieht, als ob Nukleolus und Kristalle zusammengehörten. In lebenden Zellen sind die Eiweißkristalle nicht von einem Hof umgeben, sondern werden wie die Nukleolen vom Kerngerüst eng umschlossen. Eine Beziehung zwischen Nukleolen und Eiweißkristallen ließ sich nicht feststellen. In den wenigen Kernen, die keine Kristalle enthalten, ist das Gesamtvolumen der Nukleolen nicht größer als in den übrigen Kernen.

Während der Prophase nimmt der Nukleolus unregelmäßige Gestalt mit amöboiden Umrissen an (Fig. f—i). Während früher Prophasezustände sind zuweilen zwei Nukleolen vorhanden (Fig. 2f), während nach völliger Ausbildung der Chromosomen immer nur ein einziger Nukleolus beobachtet wurde (Fig. h). Daneben treten häufig gestreckte und hantelförmige Nukleolen auf, die durchaus den Eindruck von Verschmelzungsformen machen. Da in diesem Stadium von dem eigentlichen Teilungsvorgang noch nichts zu bemerken ist und jene Nukleolen stets in Richtung des größten Durchmessers der Kerne, also in der Richtung des „Äquators" der späteren Teilung gestreckt sind, wäre eine Teilung der Nukleolen, die als ergastische Gebilde nur passiv auseinandergezogen werden können, sehr unwahrscheinlich.

So lange die Kernwand noch sichtbar war, habe ich auch stets noch einen Nukleolus gesehen (Fig. h); in Stadien, wo die Kernwand nicht mehr zu erkennen war, die Umrisse aber durch die Lage der Chromosomen noch deutlich hervortraten, war der Nukleolus meist verschwunden (Fig. k). Fig. i stellt ungefähr dasselbe Stadium dar, in dem aber der Nukleolus, und zwar anscheinend in unverminderter Größe, noch vorhanden

ist. *Er scheint demnach kurz nach Lösung der Kernwand ohne allmähliche Verkleinerung plötzlich gelöst zu werden.* In seltenen Fällen fand ich den Nukleolus noch im Kernplattenstadium; er war dann aber immer merklich kleiner als am Ende der Prophase. In Wurzelspitzen, die bei ungefähr 10° C. langsam bis zu einer Länge von 1—2 cm ausgetrieben waren, blieb der Nukleolus häufiger bis zur völligen Ausbildung der Spindel erhalten.

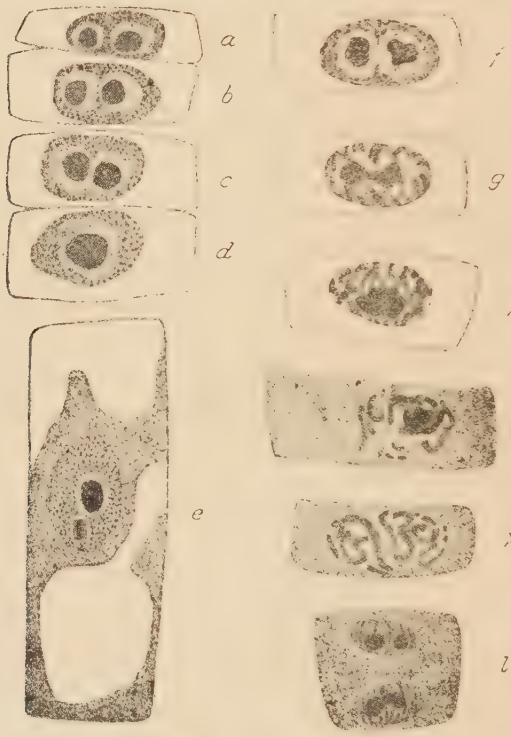

Fig. 2. Vergr. 975.
(Gez. mit Zeichenapparat, Öl-Im. $\frac{1}{12}$, Ok. 4).

Während der Anaphase habe ich nie einen Nukleolus gesehen. Erst in der Telophase, nachdem sich um die Tochterkerne eine Membran gebildet hat, treten wieder Nukleolen auf. Häufig ist die Zellplatte noch zu erkennen (Fig. 1). In den früheren, an den noch deutlicheren Chromosomen erkennbaren Zuständen der Telophase sind gewöhnlich 3 und 4, in etwas weiter vorgeschrittenen 2 Nukleolen vorhanden, die aber ein wesentlich kleineres Gesamtvolumen besitzen, als die beiden Nukleolen, die man zuweilen in Nachbarzellen sieht, die sich im Stadium der Interphase befinden (Fig. 1 und a—c). In den späteren Telophasen treten fast immer langgestreckte, hantel- oder sanduhrförmige Nukleolen auf (Fig. 1), die ganz den Eindruck machen, als ob sie durch Verschmelzung der beiden neuen Nukleolen entstanden seien.

c) Das Peridromparenchym. Zwischen der einzelligen Epiblemschicht und dem Zentralzylinder liegen 10 bis 12 Reihen von Peridromparenchymzellen. In der Teilungszone sind sie fast isodiametrisch oder doch weniger quergestreckt als die benachbarten Epiblemzellen. Die Kerne der ausgewachsenen Zellen der 2 bis 3 äußeren Schichten enthalten in der Regel Eiweißkristalle.

Näher untersucht wurde die dritte Zellreihe. Nahe dem Scheitel messen Zellen, deren Kerne sich in der Interphase befinden, in der Längsachse der Wurzel 6 10 μ, in radialer Richtung 10—12 μ. Die Kerngröße beträgt 8,6, das Volumen des Nukleolus 25 (Max. 36, Min. 8).

Die letzten sich noch teilenden Zellen messen in der Längsrichtung 14—18 μ, in der Querrichtung 13—16 μ, sind also auf Längsschnitten fast quadratisch. Die Kerngröße beträgt 10,8, GN 42 (Max. 65, Min. 22).

Die ausgewachsenen Zellen sind 40—60 μ lang, 15—20 μ breit, die Kerne messen 12,9. Das Volumen des Nukleolus beträgt 31 (Tabelle I, Max. 65, Min. 10). Auch hier ist *das Volumen des Kernkörpereiweißes am Ende des Teilungsgewebes am größten und nimmt während des Wachstums der Zellen beträchtlich ab.*

Während der Teilung verhalten sich die Nukleolen in den Zellen des Peridromparenchyms ebenso wie in den Epiblemzellen.

Die absolute Größe der Nukleolen ist in den verschiedenen Zellreihen des Peridromparenchyms verschieden, in den äußeren sind sie größer als in den inneren; überall aber scheint zunächst eine Zunahme, nach Aufhören der Teilung eine Abnahme des Nukleolarvolumens stattzufinden. In den inneren Zellreihen sind zwei Nukleolen bedeutend häufiger als in den äußeren Zellreihen und im Epiblem.

Die innerste, den Zentralzylinder begrenzende Schicht, die junge Endodermis, bleibt am längsten meristematisch und ist deshalb recht auffällig. In einer Entfernung von ½ cm vom Wurzelscheitel etwa beginnt erst die Streckung der Zellen. In diesem Stadium beträgt GN 21 (Max. 33, Min. 16).

d) Der Zentralzylinder. Schon in 1 mm Entfernung vom Scheitel hört das Teilungsgewebe auf und die Zellen und Kerne beginnen sich stark zu strecken. 4—5 mm vom Wurzelscheitel entfernt findet man schon Zellen bis zu 100 μ Länge. Der Längsdurchmesser der Kerne wächst von durchschnittlich 10 μ auf durchschnittlich 25 μ (Max. 35), während sich der Querdurchmesser von 9 μ auf 4—5 μ verkürzt. *Diese längsgestreckten Kerne enthalten auch langgestreckte Nukleolen;* ich habe solche bis zu einer Länge von 12 μ bei einer größten Breite von 2—3 μ beobachtet. Da die Nukleolen dieser Zone sehr unregelmäßig geformt sind — oft birn- bis flaschenförmig, an einem Ende schmal ausgezogen — ist eine Volumenberechnung nicht möglich.

Näher der Basis, 0,1 cm vom Wurzelscheitel entfernt, verlangsamt sich die Streckung. Merkwürdig ist nun, daß in dieser Zone und ebenso in allen noch älteren Teilen des Zentralzylinders nur rundliche Nukleolen vorkommen, obgleich die Kerne noch stärker gestreckt sind als in der vorhergehenden Region; ihr Längsdurchmesser beträgt 30—35 μ, im Maximum sogar 45 μ. *Die Meinung, daß die Form der Nukleolen von der Form des Kerns abhängig sei, ist demnach unrichtig.* Vielmehr muß man annehmen, daß durch die rasche Streckung der Kerne ihre Nukleolen zunächst passiv in die Länge gezogen werden, beim Nachlassen des Längszuges aber wieder Kugelgestalt annehmen. Dieses Verhalten steht durchaus im Einklang mit der zähflüssigen Natur der Nukleolen.

Etwa 1 cm unterhalb des Wurzelscheitels läßt sich bereits eine Differenzierung der Zentralzylinderzellen in Parenchym-, Siebröhren- und Gefäßzellen erkennen. Ich habe das Verhalten der Nukleolen in den Gefäßzellen näher verfolgt; sie sind an den Verdickungsleisten, die sich in ihren Längswänden ausbilden, leicht erkennbar und dadurch ausgezeichnet, daß ihr Protoplast allmählich abstirbt und resorbiert wird. Auf medianen Längsschnitten verfolgte ich einzelne Reihen von Gefäßzellen von der Zone aus, wo schon deutliche Verdickungsleisten angelegt worden sind, gegen den Wurzelscheitel hin.

Fig. 3a zeigt den Kern einer Tracheenzelle, die noch nichts von Verdickungsleisten erkennen läßt: Entfernung vom Wurzel-

scheitel 6 mm. Die Figuren b–d sind ein und derselben Reihe von Tracheenzellen entnommen. In b ist die Anlage der Verdickungsleisten schon im Zytoplasma angedeutet: Entfernung vom Scheitel 8 mm. In c und d sind die Verdickungsleisten bereits angelegt, wenn auch noch nicht fertig ausgebildet: Entfernung vom Scheitel 9—12 mm. Man erkennt die Abnahme der Kernmasse, besonders des Gehalts an Chromatinkörnern und das allmähliche Schwinden der Nukleolen. Der Vorgang ist dem in den Zellen der Wurzelhaube durchaus ähnlich. So günstig wie in dem abgebildeten Falle läßt sich die Lösung der Kerne und Nukleolen freilich nur selten beobachten. Ich habe deshalb je 10 Kerne, die sich ungefähr im Stadium b und im Stadium c—d befanden, gemessen: die Kerngröße im Stadium b beträgt 30/5, das Gesamtvolumen der Nukleolen 19 (Max. 33, Min. 9); die entsprechenden Werte für das Stadium c—d sind 32/3 bzw. 7 (Max. 16, Min. 0). Wenn man das Kernvolumen als Zylinder berechnet, würde man für das Stadium b etwa 590 μ^3, für c—d nur 230 μ^3 erhalten. Trifft diese Berechnung auch nicht ganz zu, so wird daraus doch die Abnahme der Kernmasse deutlich.

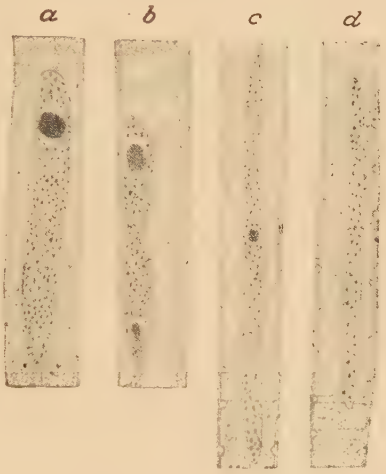

Fig. 3. Vergr. 975.
(Gez. mit Zeichenapparat, Öl-Im. $\frac{1}{12}$, Ok. 4).

Im älteren Teil der Wurzel, wo die Leitbündelelemente vollständig ausgebildet sind, findet man im Siebteilparenchym Kerne, die bis 10 μ lange und 1—2 μ breite, stabförmige Eiweißkristalle führen und in denen die Nukleolen entweder ganz fehlen oder doch viel kleiner sind als in den Kernen des Siebteilparenchyms, die keine Kristalle enthalten. Während in normalen Kernen durchschnittlich das Gesamtvolumen der Nukleolen 9 μ^3 (Max. 16, Min. 4) beträgt, ist in den kristallführenden Kernen im Mittel nur 2 μ^3 an Nukleolarsubstanz vorhanden.

Zusammenfassung über das Verhalten der Nukleolen in der Wurzel:

1. In der *Wurzelhaube nimmt das Volumen der Nukleolen* von 12 μ^3 in den jüngsten Zellen *nach außen hin allmählich ab*, in den Kernen der äußersten Zellen fehlen sie. Eine *Formänderung tritt bei der Lösung nicht ein.*

2. *Im Teilungsgewebe des Epiblems wächst das Gesamtvolumen der Nukleolen von 30 auf 50 μ^3, ist in den ausgewachsenen Zellen aber wieder auf 35 μ^3 gefallen.* Die entsprechende Erscheinung tritt bei der Entwicklung der Zellen des Peridromparenchyms auf.

3. *Bei der Teilung verschwindet der Nukleolus in der Regel kurz nach Lösung der Kernmembran ohne allmähliche Verkleinerung. Dagegen macht er vorher Gestaltsveränderungen durch. Die neuen Nukleolen treten erst in der Telophase auf, nachdem sich die Tochterkerne mit einer Membran umgeben haben.*

4. *In den jungen Tracheenzellen verschwinden die Nukleolen vollständig, ehe der ganze Protoplast resorbiert ist.* Eine Formänderung ist dabei an ihnen nicht zu sehen.

5. *In Kernen des Siebteilparenchyms, die reichlich Eiweißkristalle enthalten, sind die Nukleolen kleiner als in den normalen Kernen, können aber auch ganz fehlen.*

Die Nukleolen im normalen Laubblatt.

Die Zellen der Epidermis des Laubblattes sind farblos, sehr langgestreckt (0,45—0,60 mm) und dickwandig. Das Zytoplasma bildet nur einen Wandbelag, in dem gewöhnlich auch der Kern liegt; sonst ist er im Innern an Plasmafäden aufgehängt. Auffallende Einschlüsse fehlen. Zwischen den Epidermiszellen liegen die Spaltöffnungen mit je zwei sichelförmigen Schließzellen, die viele Chloroplasten und gewöhnlich auch reichlich Stärkekörner enthalten.

Unter der Epidermis sieht man auf Blattquerschnitten zwei zahnartig ineinandergreifende Schichten von schwach radial gestreckten Assimilationszellen, denen nach innen an der

konvexen Außenseite des Blattes zwei, an der Innenseite gewöhnlich nur eine Schicht rundlicher bis isodiametrischer Assimilationszellen folgen. Der Durchmesser der Zellen beträgt 25–35 μ.

An das Assimilationsparenchym setzen sich nach innen weitlumige, längsgestreckte Parenchymzellen an, deren äußerste Schichten noch zerstreut Chloroplasten enthalten.

Das Innere des Blattes wird von großen farblosen Wasserparenchymzellen erfüllt; ihr Längsdurchmesser beträgt 0,25 bis 0,35 mm. Sie sind demnach von ähnlicher Größe wie die Epidermiszellen und wie diese frei von auffallenden Einschlüssen. Im zentralen Wasserparenchym liegen die Leitbündel, von einem aus englumigeren, stark gestreckten und ziemlich viel Chloroplasten und Stärkekörner führenden Zellen bestehenden Leitbündelparenchym umschlossen.

Die Zellen des Tracheenteilparenchyms sind 50—100 μ lang und 20–30 μ breit, die des Siebteilparenchyms 50 bis 150 μ lang und 5–10 μ breit, also gestreckter und enger als erstere. Demgemäß sind auch die Kerne des Siebteilparenchyms meist langgestreckt, die des Tracheenteilparenchyms dagegen lang- bis rundoval.

Vorstehende Beschreibung gilt für die assimilierende Blattspreite. Die weiße, von den Niederblättern umhüllte Basis ist etwas abweichend gebaut. Die Zahl der Spaltöffnungen ist geringer; die dem Assimilationsparenchym entsprechenden Zellen sind etwas größer und enthalten ebenso wie das zentrale Parenchym viele Stärkekörner. Die Zellen der Epidermis und des zentralen Parenchyms sind kürzer als in der Blattspreite.

Die für die Untersuchung benutzte Pflanze war am 25. Mai als Zwiebel in Erde eingetopft und bis zum 1. Juli im Gewächshaus (Kalthaus) gezogen worden. Die Länge der Blätter betrug 50–60 cm, ihre größte Breite 4–5 cm. Der größte Zwiebeldurchmesser war 7 cm. Näheres über die Beschaffenheit der Pflanze findet sich im nächsten Kapitel (S. 35).

Untersucht wurde das größte Blatt von 60 cm Länge, und zwar ein Streifen der noch von den Zwiebelschuppen umgebenen Basis und ein Streifen 25 cm darüber, etwa in Höhe der größten Breite des Blattes.

Die Kerne der Epidermis aus der Mitte der Blattspreite haben eine mittlere Größe von 25/20. Das Chromatin ist sehr gleichmäßig verteilt; größere Chromatinkörner oder Klumpen sind selten. Der fast immer in Einzahl vorhandene Nukleolus mißt durchschnittlich 5/4; selten treten daneben noch ein oder zwei kleinere Nukleolen von 1—2 μ Durchmesser auf. GN beträgt 40 (Max. 53, Min. 21).

Wie die Zellen sind auch die Kerne in der Epidermis der Basis kleiner; ihre Größe ist 22/16. Etwa 40% der Kerne enthalten zwei Nukleolen. GN erreicht auch hier 40 (Max. 56, Min. 18).

Die Kerne der Assimilationszellen aus der Spreitenmitte haben die mittlere Größe 11/7. Das Kerngerüst ist sehr unregelmäßig gebaut und enthält zahlreiche große, stark färbbare Chromatinkörner. Die Kerne enthalten gewöhnlich 1—2, seltener 3—4 und dann kleinere Nukleolen mit einem GN von 8 (Max. 18, Min. 5).

In dem entsprechenden Gewebe der Blattbasis, das ich „äußeres Parenchym" nennen will, beträgt die Kerngröße 9/8. Das Gesamtvolumen der Nukleolen ist mit 14 (Max. 25, Min. 6) um 75% größer als in der Spreite.

Die Kerne in den Zellen des zentralen Parenchyms der Spreitenmitte haben die mittleren Durchmesser 25 und 18 μ: Das Kerngerüst ist sehr gleichmäßig und feinkörnig. Der meist eine Nukleolus mißt 5/4½. Die Größenverhältnisse sind also nahezu dieselben wie bei den Kernen der Epidermis. Nur ist das Gesamtvolumen der Nukleolen etwas größer, im Mittel 47 (Max. 90, Min. 35). Gegen das Assimilationsparenchym und das Leitbündelparenchym hin nimmt mit der Zellgröße auch die Größe der Kerne und Nukleolen ab. Die angeführten Zahlen gelten für die Mittelzone.

Im zentralen Parenchym der Basis beträgt die Kerngröße nur 20/16, GN 50 (Max. 87, Min. 36).

Die ovalen Kerne des Tracheenteilparenchyms haben die mittlere Größe 13/9, ihre ein bis zwei Nukleolen ein Gesamtvolumen von 8,6 (Max. 14,5, Min. 4).

Die Durchmesser der gestreckten Kerne des Siebteilparenchyms sind 16 und 6 μ. Wie aus Tabelle II (S. 15)

hervorgeht, sind ein und zwei Nukleolen etwa gleich häufig; GN beträgt 8,2 (Max. 11,4, Min. 4).

In den beiden Teilen des Leitbündelparenchyms der Basis herrschen dieselben Größenverhältnisse wie in der Blattspreite; überhaupt schwanken die Größenverhältnisse des Leitbündelparenchyms in der ganzen Pflanze nur wenig.

Wie in der Wurzel treten auch in den Kernen des Siebteilparenchyms des Laubblattes zuweilen Eiweißkristalle auf, und zwar in der Basis viel häufiger als in der Spreite, in ersterer etwa in dem vierten Teil aller Kerne des Siebteilparenchyms. Man findet sie vorwiegend in besonders langgestreckten Kernen mit Durchmessern von mindestens 20/5. Kerne, die 2—3 kleinere Kristalle oder nur einen großen Kristall von über 10 μ Länge besitzen, enthalten daneben noch 1—2 kleine Nukleolen mit einem mittleren Volumen von 2 μ^3; in Kernen mit mehreren großen Kristallen fehlen die Nukleolen ganz.

Nach der Blütezeit verbreitert sich die unterste, innerhalb der Zwiebel befindliche Blattbasis und schwillt durch Speicherung von Stärke mehr und mehr an. Im Oktober, am Ende der Vegetationsperiode, stirbt der ganze oberirdische Teil des Blattes ab, nachdem ihm fast sämtliche Nährstoffe entzogen worden sind. Ungefähr in Höhe des oberen Zwiebelrandes bildet sich in der Basis des Blattes die Trennungsschicht aus. Der obere Teil verwelkt und reißt schließlich ab, der untere Teil wird zur Speicherschuppe.

Untersucht wurde zunächst ein am 23. Oktober gepflücktes Blatt, in welchem die Trennungsschicht noch nicht deutlich ausgebildet war. Es hatte eine Länge von 90 cm und eine größte Breite von 6 cm; die obersten 30 cm waren schon vollständig abgestorben, die nächsten 25 cm vergilbt, aber noch ziemlich saftig, der übrige Teil der Spreite noch grün. Für die mikroskopische Untersuchung wurde ein Streifen dicht unter dem abgestorbenen Teil, ein Streifen in Höhe der größten Breite durch den grünen Teil und ein Streifen eben über der sich bildenden Trennungslinie verwendet.

In den Zellen aus dem obersten Streifen waren die Kerne zu unregelmäßigen Chromatinklumpen degeneriert; nur im zentralen Wassergewebe waren vereinzelt noch Kerne mit normalen

Umrissen und ziemlich gleichmäßig aber locker verteilten Chromatinkörnern vorhanden. *Nukleolen fehlten vollständig.*

In der Spreitenmitte waren Kerne allgemein vorhanden, wenn auch relativ arm an Chromatin. In der Epidermis und im Assimilationsparenchym fehlten die Nukleolen, während einzelne Kerne des zentralen Parenchyms noch 1—2 Nukleolen mit einem Gesamtvolumen bis zu 8 μ^3 enthielten. Im Leitbündelparenchym traten Nukleolen noch in fast allen Kernen auf; ihr durchschnittliches Gesamtvolumen betrug jedoch nur 1 μ^3 (10 Messungen, Max. 4, Min. 0,2).

Im untersten der untersuchten Streifen enthielten alle Kerne Nukleolen:

a) Epidermis: Kerngröße 18/15, GN 25 (Max. 34, Min. 16),
b) Äußeres Parenchym: Kerngröße 10/8, GN 3 (Max. 5, Min. 1,8),
c) Zentrales Parenchym: Kerngröße 17/14, GN 15 (Max. 28, Min. 6),
d) Leitbündelparenchym: Kerngröße 16/8, GN 2 (Max. 6, Min. 0,4).

Am 6. November wurde ein schon vollständig vergilbtes Blatt von 86 cm Länge und einer größten Breite von 5 cm untersucht, das die Trennungsschicht bereits vollständig vorgebildet hatte, wenn auch der äußere Zusammenhang noch so fest war, daß durch die Grenzzone Flächenschnitte gemacht werden konnten. Dabei ergab sich ein bedeutender Unterschied zwischen den entsprechenden Geweben unmittelbar über und unter der Trennungsschicht. Oberhalb war mit Chloraljod keine Spur von Stärke nachweisbar, unterhalb konnte man die Stärkekörner schon deutlich unter dem Mikroskop erkennen. Über der Trennungslinie waren die Zellen im Absterben begriffen, die Wände teilweise zerdrückt und verzerrt, die Kerne im allgemeinen kleiner und ärmer an Chromatin und Nukleolarsubstanz als unmittelbar unter der Trennungsschicht. *Eiweißkristalle fehlten* im Siebteilparenchym vollständig.

Unmittelbar über der Trennungslinie herrschten folgende Größenverhältnisse:

a) Epidermis: Kerngröße 15/13, GN 20 (Max. 26, Min. 6),
b) Äußeres Parenchym: Kerngröße 10,6, GN 3,5 (Max. 5, Min. 2,5),
c) Zentrales Parenchym: Kerngröße 15/12, GN 10 (Max. 16, Min. 6),
d) Leitbündelparenchym: Kerngröße 16,5, GN 2 (Max. 4, Min. 0,2).

Ein Vergleich mit der Basis des normalen Laubblattes zeigt, daß das Volumen der Nukleolen in der Epidermis um 50%, in den übrigen Geweben mindestens um 75% abgenommen hat.

Unmittelbar unterhalb der Trennungslinie ergab die Messung:

a) Epidermis: Kerngröße 15/12, GN 20 (Max. 25, Min. 14,5),
b) Äußeres Parenchym: Kerngröße 10/7, GN 16 (Max. 23, Min. 9),
c) Zentrales Parenchym: Kerngröße 17/13, GN 45 (Max. 79, Min. 18),
d) Leitbündelparenchym: Kerngröße 18/7, GN 8 (Max. 13, Min. 5).

Die Kerne der Epidermis zeigen demnach keine Veränderung. Man muß aber berücksichtigen, daß die Epidermiszellen der jungen Speicherbasis nur 0,15—0,2 mm lang sind, während die der Blattspreite 0,45—0,6 mm messen. In den übrigen Geweben haben die Nukleolen etwa dieselben Größen wie in der Basis des assimilierenden Laubblattes. Im Leitbündelparenchym der Speicherbasen kommen Eiweißkristalle nicht vor.

Im unteren, der Zwiebelachse ansitzenden Teil derselben Speicherbasis erhielt ich folgende Werte:

a) Epidermis: Kerngröße 12/10, GN 12 (Max. 18, Min. 6),
b) Äußeres Parenchym: Kerngröße 10/8, GN 18 (Max. 36, Min. 8),
c) Zentrales Parenchym: Kerngröße 14/11, GN 35 (Max 69, Min. 21),
d) Leitbündelparenchym: Kerngröße 18/8, GN 8 (Max. 14, Min. 4).

Die Kerne der Epidermis sind hier noch kleiner und ärmer an Nukleolarsubstanz; die Zellen selbst sind kürzer und breiter. Ähnliches gilt für das zentrale Parenchym, dessen Zellen verkürzt und fast isodiametrisch sind, enger zusammenliegen und reichliche Mengen von Stärkekörnern enthalten. Es geht nach außen allmählich in das äußere Parenchym über, dessen Zellen sich einzig durch eine etwas geringere Größe von ihm unterscheiden.

Ende Dezember wurde zum Vergleich die Basis des zweiten diesjährigen Laubblattes einer völlig ruhenden Zwiebel untersucht. Die Messung ergab folgende Zahlen:

1. im oberen dünneren Teil:

a) Epidermis: Kerngr. 13/11, GN 7 (Max. 13, Min. 5, 10 Messungen),
b) Äußeres Parenchym: Kerngr. 11/9, GN 11 (Max. 16, Min. 8),
c) Zentrales Parenchym: Kerngr. 19/15, GN 41 (Max. 56, Min. 28).

2. im unteren dickfleischigen Teil, nahe der Insertionsstelle:
a) Epidermis: Kerngr. 13 11, GN 7 (10 Messungen, Max. 14, Min. 5),
b) Äußeres Parenchym: Kerngröße 10 8, GN 9 (10 Messungen, Max. 14, Min. 9),
c) Zentrales Parenchym: Kerngr. 16 13, GN 26 (Max. 37, Min. 14).

Auffällig ist, daß das zentrale Parenchym im oberen Teil der Zwiebelschuppe bedeutend größere Kerne und Nukleolen enthält als im unteren Teil. Dieselbe Erscheinung findet sich auch bei den älteren Zwiebelschuppen, zu denen ich nunmehr übergehen will.

Zusammenfassung über das Verhalten der Nukleolen in den Laubblättern:

1. In den Zellen des *zentralen Parenchyms,* dem *Hauptspeichergewebe, sind die Nukleolen allgemein am größten.* Das absolut größte Gesamtvolumen von 50 μ^3 fand ich im zentralen Parenchym der Basis des assimilierenden Laubblattes.

2. *Vor dem Absterben werden die Nukleolen aus der Blattspreite vollständig herausgezogen,* nur in dem absterbenden Teil der Basis bleibt etwa ein Viertel ihrer Masse zurück. *Eine erhebliche Abnahme findet schon statt, wenn das Blatt noch grün und das Gewebe noch vollständig intakt ist.*

3. Im *Siebteilparenchym* des assimilierenden Blattes treten *Kerne mit großen Eiweißkristallen* auf, in denen *die Nukleolen viel kleiner sind als in den übrigen Kernen desselben Gewebes oder ganz fehlen. Vor dem Absterben werden die Eiweißkristalle daraus vollständig und zwar vor den Nukleolen gelöst.*

4. Im oberen Teil der bleibenden Blattbasen sind die Nukleolen im zentralen Speichergewebe größer als im unteren dickfleischigen Teil.

Die Nukleolen in den Zwiebelschuppen.

Von den Zwiebelschuppen, die schon während der letzten Vegetationsperiode als Speicherbasen dienten, wurde jedesmal die *zweitäußerste vorjährige Laubblattbasis* untersucht, und zwar von einer im vollen Wachstum begriffenen Pflanze (1. Juli), einer

im Herbst absterbenden Pflanze (6. November) und einer ruhenden Zwiebel (Dezember).

Die Epidermis zeigte bei allen drei Exemplaren dieselben Verhältnisse. Ihre Zellen waren unregelmäßig vieleckig, 100—150 μ lang, 30—40 μ breit und frei von auffallenden Einschlüssen. Die Kerngröße und das Gesamtvolumen der Nukleolen war sowohl im oberen und unteren Teil von ein und derselben Zwiebelschuppe als auch in den entsprechenden Zwiebelschuppen der verschiedenen untersuchten Pflanzen nahezu gleich, so daß die Schwankungen wohl kaum auf die verschiedenen Zustände, in denen sich die Pflanzen befanden, zurückzuführen sind, sondern nur individuelle Verschiedenheiten ausdrücken dürften. So schwankte der durchschnittliche Längsdurchmesser der Kerne zwischen 10 und 12 μ, der Querdurchmesser zwischen 8 und 9 μ, das Gesamtvolumen der Nukleolen zwischen 5 und 7 μ^3.

Das unmittelbar unter der Epidermis gelegene „äußere Parenchym" ist in den älteren Zwiebelschuppen vom zentralen Parenchym ebenso wenig scharf unterschieden wie in den jungen Speicherbasen. Die Zellen haben dieselbe Form und sind ebenso mit Stärkekörnern angefüllt wie die des Zentralgewebes; sie unterscheiden sich von letzterem nur durch die Größenverhältnisse. Doch findet ein allmählicher Uebergang statt.

Die Zellen des zentralen Parenchyms sind unregelmäßig vieleckig und nahezu isodiametrisch. Im oberen dünneren Teil der Zwiebelschuppe sind sie größer und enthalten größere Kerne und Nukleolen als im dicken basalen Teil. Oben beträgt der Längsdurchmesser 140—170 μ, der Querdurchmesser 100—140 μ, unten 110—150 μ bezw. 70—100 μ. Die Veränderung des Gewebes von oben nach unten geht ganz allmählich vor sich.

Die Zellen des Leitbündelparenchyms gleichen durchaus den entsprechenden Zellen in der Spreite des Laubblatts.

Ich gehe nun zu den Größenverhältnissen der Kerne und Nukleolen in den untersuchten Pflanzen über.

Am 25. Mai wurden, wie im Kapitel über das normale Laubblatt erwähnt, Zwiebeln in gewöhnliche mit Erde gefüllte Blumentöpfe gesetzt, die im Kalthaus rasch austrieben. Die am 1. Juli herausgenommene, zur Untersuchung benutzte Pflanze

hatte fünf Laubblätter von 45, 54, 56, 59 und 60 cm; der Blütenschaft war bereits 29 cm lang. Demgemäß hatte die Pflanze einen großen Teil der in der Zwiebel enthaltenen Reservestoffe verbraucht. Die beiden äußersten Zwiebelschuppen waren vollständig, von den folgenden der obere Teil ausgesogen oder doch merklich dünner geworden. Der Stärkegehalt war bedeutend geringer als in den entsprechenden Gewebeteilen einer ruhenden Zwiebel, wie sich besonders nach Färbung mit Chloraljod erkennen ließ.

Im mittleren, noch fleischigen Teile und in der Basis der zweitäußersten vorjährigen Laubblattbasis fand ich folgende Werte:

a) Epidermis: Kerngr. 13 11, GN 6 (10 Mess., Max. 11, Min. 4,5),
b) Aeußeres Parenchym: Kerngr. 12 8, GN 10 (Max. 16, Min. 4),
c) Zentrales Parenchym, mittlerer Teil: Kerngr. 18 15, GN 21 (Max. 35, Min. 9,5), —, unterer Teil: Kerngr. 16/13, GN 15 (Max. 25, Min. 10),
d) Tracheenteilparenchym: Kerngr. 16 7, GN 8 (10 Messungen, Max. 13,5, Min. 4,5).

In der entsprechenden Speicherschuppe der absterbenden Pflanze fand ich:

a) Epidermis: Kerngr. 11 9, GN 6 (10 Mess., Max. 10, Min. 4),
b) Aeußeres Parenchym: Kerngr. 12 10, GN 14 (Max. 21, Min. 7,3),
c) Zentrales Parenchym, oberer Teil: Kerngr. 21/15, GN 41 (Max. 69, Min. 25), —, unterer Teil: Kerngr. 19/14, GN 29 (Max. 51, Min. 14,5).
c) Tracheenteilparenchym: Kerngr. 12 9, GN 9 (10 Messungen, Max. 17, Min. 5).

Für die entsprechende Zwiebelschuppe der ruhenden Zwiebel ergab die Messung:

a) Epidermis: Kerngr. 13/11, GN 7 (10 Mess., Max. 12, Min. 5),
b) Aeußeres Parenchym: Kerngr. 14/10, GN 16 (Max. 25, Min. 4,5),
c) Zentrales Parenchym, oberer Teil: Kerngr. 23/20, GN 40 (Max. 65, Min. 22), —, unterer Teil: Kerngr. 19/15, GN 34 (Max. 56, Min. 21),
d) Tracheenteilparenchym: Kerngr. 16/7, GN 20 (Max. 25, Min. 13,5).

Zur bequemeren Uebersicht sind die Größenverhältnisse der Nukleolen in der beifolgenden Tabelle zusammengestellt worden.

Zellart	Pflanze im vollen Wachstum	Absterbende Pflanze		Ruhende Zwiebel	
	Volumen	Volumen	Zunahme %	Volumen	Zunahme %
Epidermis	6	6	0	7	$16^2/_3$%
Aeußeres Parenchym	10	14	40%	16	60%
Zentrales Parenchym oben	21	41	95%	40	90%
Zentrales Parenchym unten	15	30	100%	34	$126^2/_3$%
Tracheenteil-parenchym	8	10	25%	20	150%

Da diese Messungen an verschiedenen Pflanzen vorgenommen wurden, so könnte das Ergebnis wenigstens teilweise auf den individuellen Verschiedenheiten in der Größe der Nukleolen beruhen. Um diese auszuschalten, wurden in diesem Jahre je fünf in vollem Wachstum befindliche und fünf ruhende Zwiebeln gemessen. Alle 10 Zwiebeln hatten nahezu gleiche Größe und gleiche Anzahl von Zwiebelschuppen.

Die ersten fünf Zwiebeln waren von März bis Mai 1917 im Gewächshaus rasch ausgetrieben. Am 24. Mai, am Tage der Materialsammlung, hatten sie folgenden Bau:

Zwiebel A: dünne, braune Haut unbestimmter Herkunft, 4 vorjährige, ziemlich ausgesogene Laubblattbasen, 4 fleischige Niederblätter, 4 Laubblätter von 48, 50, 36 und 30 cm Länge.

Zwiebel B: dünne, braune Haut, 3 vorj. Laubblattbasen, 5 Niederblätter, 3 Laubblätter von 47, 53 und 46 cm Länge.

Zwiebel C: 2 dünne, braune Häute, 3 vorj. Laubblattbasen, 4 Niederblätter, 3 Laubblätter von 50, 55 und 52 cm Länge.

Zwiebel D: dünne, braune Haut, 3 vorj. Laubblattbasen, 5 Niederblätter, 4 Laubblätter von 45, 56, 50 und 34 cm Länge.

Zwiebel E: dünne, braune, unten noch weißliche Schuppe, 3 vorj. Laubblattbasen, 5 Niederblätter, 3 Laubblätter von 38, 47 und 45 cm Länge.

Die Pflanzen hatten im Hinblick auf die Kürze der Vegetationszeit schon sehr große Blätter, waren also rasch gewachsen, so daß der Verbrauch der Reservestoffe die Assimilation überwog.

Untersucht wurde in allen Fällen die dritte — also innerste, am wenigsten ausgesogene — vorjährige Laubblattbasis und zwar je ein Streifen etwas unterhalb des ausgesogenen oberen Teils und ein Streifen aus dem unteren Teil; es wurden nur die Kerne und Nukleolen des Hauptspeichergewebes, des zentralen Parenchyms gemessen.

Es ergab sich bei

Zwiebel A, oben:	Kerngr.	19,13,	GN	11	(Max.	23,	Min. 6,5),
unten:	„	13/10,	„	4,3	(Max.	9,	Min. 2,5),
Zwiebel B, oben:	„	21/16,	„	19	(Max.	36,	Min. 13),
unten:	„	14/11,	„	6,5	(Max.	11,	Min. 4,3),
Zwiebel C, oben:	„	20 15,	„	17	(Max.	32,	Min. 8),
unten:	„	16,5/12,	„	10	(Max.	30,	Min. 5),
Zwiebel D, oben:	„	18,5/14,5,	„	9	(Max.	16,	Min. 4),
unten:	„	13,5/11,5,	„	8	(Max.	16,	Min. 5),
Zwiebel E, oben:	„	19/15,	„	13	(Max.	18,	Min. 5),
unten:	„	14/10,	„	7	(Max.	14,	Min. 4).
Mittel, oben:	Kerngr.	19,5/14,7,	GN	13,8	(Max.	25,	Min. 7,3),
unten:	„	14,6/10,9	„	7,2	(Max.	16,	Min. 4,2).

Zum Vergleich wurde das zentrale Parenchym der dritten vorjährigen Laubblattbasis von fünf ruhenden Zwiebeln untersucht.

Die Zwiebeln hatten folgenden Bau:

Zwiebel I:	braune Haut,	4	vorj.	Laubblattbasen,	5	Niederbl.,	4	diesj.	Laubblattb.		
„ II:	„	„	4	„	„	5	„	3	„	„	
„ III:	„	„	3	„	„	5	„	3	„	„	
„ IV:	„		4	„	„	4	„	4	„	„	
„ V:	„	„	4	„	„	5	„	4	„	„	

Die Messung der Kerne und Nukleolen ergab:

Zwiebel I, oben:	Kerngr.	19/13,5,	GN	40	(Max.	69,	Min. 18),
unten:	„	15/10,	„	21,5	(Max.	46,	Min. 9,5),
Zwiebel II, oben:	„	21/16,	„	35	(Max.	51,	Min. 20),
unten:	„	16,5/13,	„	24	(Max.	56,	Min. 14),

Zwiebel III,	oben:	Kerngr. 20/15,	GN 33	(Max. 62,	Min. 16),
	unten:	„ 14,5/11,5,	„ 21	(Max. 36,	Min. 10),
Zwiebel IV,	oben:	„ 20/14,5,	„ 36	(Max. 62,	Min. 14),
	unten:	„ 15/11,	„ 25	(Max. 36,	Min. 16),
Zwiebel V,	oben:	„ 20/15,	„ 51	(Max. 91,	Min. 21),
	unten:	„ 15,5/13,	„ 28	(Max. 50,	Min. 14).
Mittel,	oben:	Kerngr. 20/14,8,	GN 39	(Max. 67,	Min. 17,8),
	unten:	„ 15,3/11,7,	„ 23,9	(Max. 44,8,	Min. 12,7).

Die Speicherung des Kernkörpereiweißes gegen Ende der Vegetationsperiode ist damit bewiesen. Selbst die kleinsten in den ruhenden Zwiebeln gefundenen Nukleolarvolumina 33 (oben) und 21 (unten) betragen noch fast das Doppelte der größten entsprechenden Nukleolarvolumina, 19 (oben) und 10 (unten), die in den im vollen Wachstum befindlichen Pflanzen gemessen wurden.

Zusammenfassung über das Verhalten der Nukleolen in den Zwiebelschuppen:

1) *Am kleinsten sind die Nukleolen in der Epidermis* (Unterschied gegenüber dem Laubblatt), *am größten im zentralen Parenchym* und zwar im oberen Teil größer als im basalen Teil (der Stärkegehalt der Zellen ist dagegen oben im allgemeinen geringer als unten).

2) *Gleichzeitig mit der Stärkespeicherung nimmt am Ende der Vegetationsperiode auch das Gesamtvolumen der Nukleolen in den Geweben der Zwiebelschuppen allgemein zu, im zentralen Parenchym um mehr als 100%.* Nur in der Epidermis bleibt das Volumen nahezu ungeändert.

3) *Im Leitbündelparenchym tritt eine starke Speicherung von Nukleolarsubstanz erst nach Sättigung der übrigen Gewebe ein.*

Die Nukleolen etiolierter Laubblätter.

Am 22. Mai wurden zwei normal im Garten gewachsene Pflanzen, deren Laubblätter 15 bis 20 cm lang waren, in Zwiebelgläsern auf Leitungswasser gesetzt und in den Dunkelschrank gestellt, so daß sie nicht mehr assimilieren konnten.

Um das Faulen der Wurzeln zu verhindern, wurde das Wasser häufig erneuert.

Am 27. Juni wurde eine Pflanze herausgenommen und untersucht. Die Höhe der Zwiebel betrug 4,5 cm. Auf die beiden äußersten braunen, papierdünnen Schuppen folgten 3 bis auf den oberen Rand weißliche, aber auch ziemlich ausgesogene Zwiebelblätter, die Basen der vorjährigen Laubblätter, darunter 4 fleischige Niederblätter und endlich die 4 diesjährigen Laubblätter, deren längstes, das dritte, 76 cm lang und 4 cm breit war. Die Spitze war in einer Länge von 11 cm trockenhäutig, die Spreite darunter hellgelb, die untersten 20 cm fast weiß. In ähnlichem Zustande befand sich das ebenfalls untersuchte 4. Laubblatt von 67 cm Länge.

Für die mikroskopische Untersuchung wurde je ein Streifen aus der Basis (noch innerhalb der Niederblätter), ein Streifen aus der Spreitenmitte (35 cm über dem oberen Zwiebelrand) und ein Streifen 2 cm unter dem abgestorbenen Teil der Spitze verwendet. Die folgende Beschreibung gilt für das 3. Laubblatt; im 4. Laubblatt waren die Verhältnisse ganz ähnlich.

Die Kerne aller Zellarten waren kleiner als die entsprechenden im normalen Laubblatt. Das Kerngerüst machte einen lockeren Eindruck, weil die Anzahl der Chromatinkörner beträchtlich abgenommen hatte.

In der Epidermis der Basis betrug die durchschnittliche Kerngröße 19/13, das Volumen des Nukleolus 18 (Max. 24, Min. 13,5); die entsprechenden Werte für die Spreitenmitte sind 20/16 und 26 (Max. 29, Min. 24,5), für die Zone unter der abgestorbenen Spitze 14/12 und 5 (10 Messungen, Max. 11,4, Min. 2,3). Zwei Nukleolen habe ich nie beobachtet. Die in den Kernen der normalen Epidermis neben dem großen Nukleolus häufig auftretenden kleinen Kernkörperchen werden anscheinend zuerst gelöst.

Die Kerngröße des äußeren Parenchyms der Blattbasis betrug 9/7, das Gesamtvolumen der Nukleolen 2,5 (Max. 4, Min. 0,75); die entsprechenden Werte für die Spreitenmitte sind 10/8 und 3 (Max. 5, Min. 1,7), für Spitze 9/7 und 0,5 (10 Messungen, Max. 2,3, Min. 0). Gewöhnlich sind 1 bis 2, seltener 3 Nukleolen vorhanden. Ihr Durchmesser beträgt etwa 2 μ,

unter der abgestorbenen Spitze gewöhnlich unter 1 μ; sie können hier aber ganz fehlen.

Im zentralen Parenchym der Basis betrug die Kerngröße 16/13, das Gesamtvolumen der Nukleolen 13 (Max. 25, Min. 6), in der Spreitenmitte 18/15 bezw. 12 (10 Messungen, Max. 16, Min. 4), unter der Spitze 14,12 bezw. 0,5 (hier sind die Nukleolen überall unter 1 μ groß).

Für das Leitbündelparenchym der Basis betrug die Kerngröße 18/6, das Gesamtvolumen der Nukleolen 4 (10 Messungen, Max. 8,3, Min. 2,8); in der Spreitenmitte ergab sich entsprechend 17/6 und 4 (10 Messungen, Max. 5, Min. 1,5), endlich in der Spitze 13/7 und 2 (10 Messungen, Max. 2,8, Min. 0,5). Eiweißkristalle kamen noch vor.

Daß die Kerne dicht unter der abgestorbenen Spitze kleiner geworden und die Nukleolen nahezu gelöst sind, ist nicht verwunderlich, da die Zellen hier im Absterben begriffen sind. Die Erscheinung ist dieselbe wie in den äußersten Zellen der Wurzelhaube und der Spreite der absterbenden Laubblätter. Auffällig ist dagegen, daß das Volumen der Nukleolen auch in den noch gesunden Zellen der Spreitenmitte und der Basis abgenommen und besonders, daß es in der Basis teilweise geringer ist als in der entsprechenden Zellart der Spreitenmitte, während im normalen Laubblatt die Basiszellen die größten Nukleolen enthalten.

Bemerkenswert ist ferner die relativ geringe Abnahme des Nukleolarvolumens in der Epidermis.

Die zweite im Dunkelschrank gehaltene Pflanze wurde etwa einen Monat später, am 22. Juli herausgenommen und untersucht. Höhe und Durchmesser der Zwiebel betrugen 4 cm. Die 4 äußersten Schuppen waren braun und abgestorben, die fünfte Schuppe bis auf einen kleinen basalen Teil, die sechste bis zur Mitte ausgesogen. Dann folgten 3 vorjährige, nur im oberen Teil ausgesogene Laubblattbasen und 4 Niederblätter, die bis auf einen 1 cm breiten Rand noch weißfleischig waren; das innerste Niederblatt war anscheinend noch gänzlich unversehrt. Die Pflanze hatte 5 diesjährige Laubblätter; das zweite und fünfte waren je 71 cm, das vierte, längste 82 cm lang.

Untersucht wurde das vierte Blatt, dessen oberste 11 cm

vollständig vertrocknet waren. Die nächsten 3 cm waren gelb und schlaff, weitere 13 cm blaßgelb und saftig, der ganze untere Teil der Spreite weiß. Für die Präparate wurde ein Streifen aus der blaßgelben Zone, 5 cm unter dem welken Teil, ein Streifen aus 36 cm Höhe (größte Breite) und ein Streifen der Basis verwendet.

Die Kerngrößen hatten sich in den Zellen der entsprechenden Gewebe im Vergleich mit der ersten Pflanze kaum geändert. Dagegen war der Chromatingehalt noch etwas geringer geworden.

In der Epidermis der Basis betrug die Kerngröße 18/13, das Gesamtvolumen der Nukleolen 8 (Max. 18, Min. 5); für die Spreitenmitte erhielt ich die entsprechenden Werte 18,16 und 15 (10 Messungen, Max. 21, Min. 9). Das Volumen der Nukleolen unter dem verwelkten Teil betrug kaum 2 μ^3.

Im äußeren bezw. Assimilationsparenchym waren die Nukleolen in allen Regionen des Blattes unter 1 μ groß, ihr Volumen demnach unter 0,5 μ^3. In den meisten Kernen des obersten Streifens waren sie vollständig gelöst.

Die Kerngröße des zentralen Parenchyms der Basis betrug 15/11, das Gesamtvolumen der Nukleolen 7 (Max. 16, Min. 2,3). Die entsprechenden Werte für die Spreitenmitte sind 19/14 bezw. 7 (Max. 13,5, Min. 2,8). Unter dem abgestorbenen Teil waren die Nukleolen nur 1—2 μ groß und fehlten in einzelnen Kernen ganz.

Die Nukleolen des Leitbündelparenchyms waren in allen drei Regionen unter 1 μ groß, fehlten aber nicht selten ganz; sogar im Parenchym der Basis kamen Kerne ohne Nukleolen vor. Eiweißkristalle fehlten in den Kernen vollständig.

In der Tabelle IV sind die Größenverhältnisse der Nukleolen in den Geweben beider etiolierten Pflanzen zusammengestellt und mit den entsprechenden Werten in den normalen Laubblättern verglichen worden.

Blatt-region	Zellart	Normales Laubblatt	Nach einmonatiger Verdunkelung		Nach zweimonatig. Verdunkelung	
		Volumen	Volumen	Abnahme %	Volumen	Abnahme %
Mitte der Blatt-spreite	Epidermis	40	26	35%	15	62½%
	Assimilations-parenchym	8	3	62½%	0,5	94%
	Zentrales Parenchym	47	12	74½%	7	85%
	Tracheenteil-parenchym	8	4	50%	0,5	94%
Basis des Blattes	Epidermis	40	18	55%	8	80%
	Aeußeres Parenchym	14	2,5	82%	0,5	96½%
	Zentrales Parenchym	50	13	74%	7	86%
	Tracheenteil-parenchym	8	4	50%	0,5	94%

In diesem Sommer wurde der Versuch gemacht, nach dem Etiolement die Pflanzen wieder assimilieren und ihre Nukleolen wieder regenerieren zu lassen. Im März wurden mehrere große, blühreife Zwiebeln eingetopft und im Gewächshaus ausgetrieben. Am 15. Mai hatte die beste Versuchspflanze 4 Laubblätter von 19, 21, 20 und 17 cm Länge ausgebildet. Das erste (älteste) Laubblatt wurde in 10 cm Höhe, etwas oberhalb der größten Breite, abgeschnitten und ein Streifen der Spreitenmitte für die Untersuchung fixiert. Die Pflanzen wurden nun 3 Wochen in den Dunkelschrank gestellt. Am 6. Juni war das 1. Blatt (Spitze abgeschnitten!) von 10 cm auf 61 cm, das 2. von 21 auf 79, das 3. von 20 auf 74, das 4. von 17 auf 69 cm angewachsen. Vom 1. Blatt waren die obersten 12 cm noch grün, der übrige Teil blaßgrün bis weiß. Die Spitze des 2. Blattes war 4 cm lang verwelkt, weitere 5 cm waren gelb, 14 cm grün, der Rest blaßgrün bis weiß. Für die Untersuchung wurde ein Streifen aus der Spreite, 3 cm unter der Schnittlinie, und aus

der Basis (Zwiebelrand) des 1. Blattes gesammelt. Darauf wurden die Pflanzen allmählich wieder an das Licht gewöhnt. Vom 6 —12. Juni blieben sie noch im Dunkelschrank, dessen Tür mehr und mehr geöffnet wurde; am 12. Juni wurden die Pflanzen herausgenommen und normal belichtet. Am 28. Juni, 3 Wochen nach Beginn der Belichtung, waren die Pflanzen wieder vollständig ergrünt. Das 2. Blatt unserer Versuchspflanze war auf 103 cm, das 3. auf 98, das 4. auf 96 cm angewachsen. Untersucht wurde ein Streifen aus der Spreitenmitte (50 cm Höhe, Breite 5 cm) und ein Streifen aus der Basis (Zwiebelrand) des 2. Blattes. Am 2. August, also 5 Wochen später, hatte das 3. Blatt eine Länge von 133, das 4. Blatt von 127 cm erreicht. Die Achse des Blütenstandes war 32 cm lang. Untersucht wurde ein Streifen aus der größten Breite (5 cm in 70 cm Höhe) und aus der Basis (Zwiebelrand) des 3. Blattes.

Die Messung der Kerne und Nukleolen im zentralen Parenchym ergab:*)

1) 15. Mai (vor dem Etiolement), 1. Blatt Spreitenmitte:
Kerngr. 23/19, GN 27 (Max. 51, Min. 14).

Ein Vergleich mit den entsprechenden Werten der am 1. Juli 1916 untersuchten Pflanze zeigt, daß die Nukleolen in den unausgewachsenen Blättern, die nur kurze Zeit assimiliert haben, beträchtlich kleiner sind als in den nahezu erwachsenen Blättern.

2) 6. Juni (3 Wochen Verdunkelung), 1. Blatt:
Spreitenmitte: Kerngr. 19/15,5, GN 16 (Max. 25, Min. 9),
Basis: „ 17/14, „ 21 (Max. 37, Min. 9).

In der Spreitenmitte haben die Nukleolen also um 11 μ^3 oder um 40% abgenommen.

3) 28. Juni (3 Wochen Belichtung), 2. Blatt:
Spreitenmitte: Kerngr. 20/17, GN 30 (Max. 51, Min. 16),
Basis: „ 22/18, „ 32 (Max. 56, Min. 16).

4) 2. August (8 Wochen Belichtung), 3. Blatt:
Spreitenmitte: Kerngr. 26/21, GN 49 (Max. 69, Min. 25),
Basis: „ 20/14, „ 52 (Max. 83, Min. 21).

*) Die für die Messungen benutzten Mikrotomschnitte wurden jedesmal aus mehreren fixierten Stücken der betreffenden Blattregion hergestellt. Die Werte von 1) und 2) sind Durchschnitte aus je 30 Messungen.

Es zeigt sich also, daß schon nach dreiwöchiger Belichtung die Nukleolen dieselbe Größe erreicht hatten wie vor der Verdunkelung und nach hinreichender Dauer der Assimilation ebenso groß wie in normal gewachsenen Laubblättern geworden waren.

Zusammenfassung:

1) *Nach einmonatiger Verdunkelung nahm das Gesamtvolumen der Nukleolen in sämtlichen Geweben durchschnittlich um mehr als 50% ab.*

2) *Nach zweimonatigem Etiolement verringerte sich das Volumen der Nukleolen durchschnittlich weiter um 25%.* Gleichzeitig hatte, besonders in den Zwiebelschuppen, der Stärkegehalt abermals beträchtlich abgenommen, wie sich mit Chloraljod nachweisen ließ.

3) Den größten Verlust erlitt das Assimilationsparenchym mit annähernd 95%; *die geringste Abnahme zeigten die Nukleolen der Epidermis,* besonders im Anfang der Verdunkelung.

4) Formänderungen oder ein Zerfall der Nukleolen während der Lösungsperiode wurden nie beobachtet; ebenso blieb die relative Färbbarkeit unverändert.

5) *Bringt man die Pflanze nach nicht zu langer Verdunkelung wieder ans Licht, so werden die Nukleolen allmählich vollständig regeneriert.*

Die Nukleolen in der Hauptachse des Blütenstandes.

Von der Blütenstandsachse wurden Schnitte durch den mittleren Teil (ungefähr 50 cm oberhalb des Zwiebelrandes) untersucht, und zwar von einer blühenden Pflanze (27. Juli) und drei Wochen nach dem Verblühen (28. August).

Die Epidermis besteht aus gestreckten, auf Querschnitten fast quadratischen Zellen. Darunter liegen etwa 10 Kreise kleinzelligen Parenchyms, das bis zum äußersten Leitbündelring reicht; die äußersten Zellschichten enthalten Chloroplasten.

Das Innere ist von einem großzelligen, durch Interzellularräume gelockerten Parenchym erfüllt, in dem die Leitbündel verlaufen. Stärke konnte ich in keiner Zellart nachweisen; auch Eiweißkristalle fehlten.

Näher untersucht habe ich nur die Nukleolen im zentralen Parenchym. Zur Blütezeit beträgt hier die Kerngröße 14/12, das Gesamtvolumen der Nukleolen 26 (Max. 51, Min. 14). Drei Wochen später maßen die Kerne 14/11, die Nukleolen 16 (Max. 37, Min. 6). Obgleich das Gewebe noch keinerlei Absterbungserscheinungen zeigte, hatte das Gesamtvolumen der Nukleolen schon merklich abgenommen.

Die Nukleolen in den Deckblättern der Blüten.

Die zur Blütezeit 5—10 cm langen Deckblätter werden nach dem Verblühen trockenhäutig und fallen schließlich ab.

Unter den langgestreckten Epidermiszellen liegen 3—4 Schichten von Assimilationsparenchym. Der innere Teil des Mesophylls, in dem die Leitbündel verlaufen, ist großzellig und frei von auffallenden Einschlüssen. Stärke war nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen nachweisbar; Eiweißkristalle kamen in keiner Kernart vor.

Vor und während der Blüte ändern sich die Größenverhältnisse der Kerne und Nukleolen kaum. Zur Blütezeit betrug die Kerngröße in der Epidermis 16/13, das Gesamtvolumen der Nukleolen 16 (Max. 25, Min. 9,5); für das Assimilationsparenchym erhielt ich entsprechend 13/10 bezw. 14 (10 Messungen, Max. 21, Min. 5,6) und für das Mesophyll 20/17 bezw. 20 (Max. 37, Min. 16).

Zwei Wochen nach dem Verblühen waren in dem noch nicht trockenhäutigen, anscheinend noch völlig gesunden unteren Teil eines Deckblattes außer in der Epidermis nur noch in einzelnen Kernen Nukleolen von weniger als 1 μ im Durchmesser vorhanden. Die Größe der Kerne des mittleren Mesophylls war auf 17/15 zurückgegangen; die Anzahl der Chromatinkörner hatte sich merklich verringert.

Die Nukleolen in den Perigonblättern.

Perigonblätter wurden in drei verschiedenen Stadien untersucht, und zwar von einer etwa 1 cm großen Blütenknospe, von einer völlig entfalteten Blüte, endlich ein Kronenblatt 4 Tage nach dem Verblühen.

Die Epidermiszellen sind langgestreckt und von einer Kutikula überzogen, die mit quer zu der Längsachse der Zellen verlaufenden Leisten versehen ist; sie enthalten viele Leukoplasten. Kerne und Nukleolen waren in den untersuchten jungen und reifen Blüten ungefähr gleich; erstere maßen im Durchschnitt 16 und 13 μ. Das Gesamtvolumen der Nukleolen betrug 25 (10 Messungen, Max. 33, Min. 16). Alle Kerne enthielten Eiweißkristalle. Vier Tage nach der Blüte war der obere Teil des Perigonblattes fast vertrocknet, so daß die Zellen und Kerne der Epidermis schon zerstört waren. Im unteren Teil war die Epidermis dagegen noch normal und ihre Kerne enthielten Nukleolen und anscheinend auch Eiweißkristalle noch in unverminderter Größe.

Die Kerngröße der weitlumigen, im Knospenzustande nur wenig gestreckten Zellen des Mesophylls betrug in allen drei Stadien 18/14, das Volumen der Nukleolen erreichte in der Blütenknospe durchschnittlich 35,5 (Max. 51, Min. 24), nach starkem Längswachstum der Zellen in der reifen Blüte nur 25 (Max. 51, Min. 13,5). *Im Knospenzustand enthielt nur ein Teil der Kerne des Mesophylls Eiweißkristalle, während der Blüte traten sie dagegen in allen Kernen auf* und waren im allgemeinen auch etwas größer.

Vier Tage nach der Blüte waren im oberen Teil des Blattes im Mesophyll nur noch Reste von Kernen vorhanden; einzig im Leitbündelparenchym waren die Kerne noch erhalten, doch fehlten ihnen die Nukleolen und Eiweißkristalle. Im unteren Teil des Kronenblattes waren die Kerne noch unversehrt; das Gesamtvolumen der Nukleolen betrug noch 22 (Max. 36, Min. 9,5), hatte also kaum abgenommen. Eiweißkristalle kamen dagegen nur noch in wenigen Kernen vor.

Zusammenfassung:

1) *In den Kernen des kleinzelligeren Mesophylls der Blüten-*

knospen ist das Gesamtvolumen der Nukleolen größer als im ausgewachsenen Mesophyll der völlig entfalteten Perigonblätter. Vom Gehalt an Eiweißkristallen gilt das Umgekehrte.

2) *Nach dem Verblühen verschwinden zuerst die Eiweißkristalle, bald darauf auch die Nukleolen aus allen Geweben der Perigonblätter.*

Die Nukleolen der Fruchtknotenwand und des Perikarps.

Die äußere Epidermis der Fruchtknotenwand besteht aus relativ kleinen, radial gestreckten Zellen, während die Zellen der inneren Epidermis tangential gedehnt sind. Die Kerne beider Epidermen besitzen ungefähr gleiche Größe, 8/7, und enthalten stets Eiweißkristalle. Das Gesamtvolumen der Nukleolen beträgt 12 (Max. 14, Min. 7,4).

Unter der Epidermis liegen zwei bis drei kleinzellige Parenchymschichten, deren Kerne 9 und 7 μ groß sind und regelmäßig Eiweißkristalle führen. Das Gesamtvolumen der Nukleolen beträgt 5 (10 Messungen, Max. 10, Min. 3,5).

Das mittlere Mesophyll, in dem die Leitbündel liegen, besteht aus weitlumigen, nahezu isodiametrischen Zellen. Die Kerngröße beträgt 11,8, das Volumen der Nukleolen 18 (Max. 32, Min. 13,5). Eiweißkristalle fehlen; Stärke tritt in den Zellen nur spärlich auf.

Die angeführten Maßzahlen gelten für einen Fruchtknoten von etwa 2 cm Länge aus einer noch völlig geschlossenen Blüte (etwa 1 Woche vor der Oeffnung).

In der Epidermis und im äußeren Parenchym des jungen Perikarps haben sich die Größenverhältnisse nicht merklich geändert. Dagegen tritt im Mesophyll nach der Befruchtung ein starkes Wachstum der Zellen und Kerne ein. In einer 3 cm langen Frucht — etwa 1 Woche nach der Befruchtung — betrug die Kerngröße im mittleren Mesophyll 21/16, das Gesamtvolumen der Nukleolen 64 (Max. 117, Min 33). In der Umgebung der Leitbündel enthielten die Zellen viele Stärkekörner. Eiweißkristalle kamen in manchen Kernen vor.

Etwa 3 Wochen nach der Blütezeit hatten sich die Zellen des Mesophylls noch mehr gestreckt; die Kerngröße betrug

immer noch 20/16, doch hatte der Chromatingehalt merklich abgenommen. Das Gesamtvolumen der Nukleolen betrug nur 4,5 (Max. 7, Min. 2,3). Selbst in der Epidermis war das Volumen der Nukleolen auf etwa 4 μ^3 zurückgegangen. Eiweißkristalle fehlten. Stärke war nicht mehr nachzuweisen. Zu bemerken ist, daß in diesem Stadium die Früchte noch vollständig grün sind und ihre größte Länge noch nicht erreicht haben.

Zusammenfassung:

Nach der Befruchtung tritt in den Kernen und Zellen des Mesophylls der Fruchtknotenwand ein starkes Wachstum ein; gleichzeitig nimmt das Gesamtvolumen der Nukleolen anfangs um mehr als das Dreifache zu, sinkt jedoch beim weiteren Wachstum der Früchte und Samen in kurzer Zeit wieder um über 90%, noch ehe letztere die volle Größe erreicht haben.

Die Nukleolen während der Entwicklung des Pollenkorns.

An den Staubblättern wurde nur das Verhalten der Nukleolen während der Entwicklung der Pollenkörner näher verfolgt. Dabei sind die wichtigsten Vorgänge die Reduktionsteilungen in den Pollenmutterzellen, die für Galtonia von Miyake (1906), Mottier (1907) und Digby (1909 und 1910) genauer beschrieben worden sind. Bei meiner Untersuchung habe ich nur die in diesen Arbeiten enthaltenen Angaben über die Nukleolen berücksichtigt.

Die Teilungen im „archesporialen" Gewebe, welche der heterotypischen oder ersten Reduktionsteilung vorausgehen, sind normale somatische Teilungen. Nach Abgrenzung der Pollenmutterzellen wachsen die Antheren beträchtlich, weil das archesporiale Gewebe durch Verbreiterung der Zellen und Entstehung von Zwischenräumen lockerer wird. Der äußere Wirtel reift zuerst. Seine Antheren erscheinen auf Querschnitten schon locker und breit, wenn der innere Wirtel noch klein und von einem gleichmäßig dichten Gewebe erfüllt ist. Aus der Telophase der letzten archesporialen Teilung gehen die Kerne unmittelbar in die Prophase der ersten Reduktionsteilung über. Das Chromatin ist sehr unregelmäßig verteilt;

man beobachtet kleinere und größere Chromatinstücke, die durch Fäden miteinander verbunden sind. Eine deutliche Kernmembran konnte ich ebenso wenig wie Digby erkennen. Nach Miyake enthalten die Kerne in diesem Stadium in der Regel 4 5, nach Digby nur 1–2 Nukleolen; nach meinen Beobachtungen sind 2–3 Nukleolen am häufigsten, 1 und 4 Nukleolen sehr selten. Ihr durchschnittliches Gesamtvolumen beträgt 14 μ^3 (Max. 18, Min. 8), die Kerngröße 17 13.

Während der Synapsis bleiben die Nukleolen nach der Zusammenziehung des Kerngerüstes zum Teil in der leeren Kernhälfte zurück oder werden mehr oder weniger vom Chromatinknäuel verdeckt, so daß sich ihre Zahl nicht sicher angeben läßt. Amöboide Formänderungen der Nukleolen wie in der Prophase der somatischen Teilung treten während der Synapsis anscheinend nicht ein. Nach Miyake kommen während der Synapsis Verschmelzungen von Nukleolen vor. Er beobachtete, wie seine Figur 58 zeigt, häufig biskuitförmige Nukleolen und fand am Ende der Synapsis gewöhnlich nur 1 oder 2 Nukleolen. Hantel- bis sanduhrförmige Nukleolen, wie ich sie im Kapitel über das Epiblem beschrieb, habe auch ich während der Synapsis häufig gesehen; ebenso waren auch in meinen Präparaten nach Ausbildung des Spirems höchstens 2, in der Regel nur ein einziger Nukleolus vorhanden. Das Gesamtvolumen betrug etwa 24 (10 Messungen, Max. 37, Min. 16), war also etwas größer als vorher. Abgeplattete, der Kernwand dicht anliegende Nukleolen, wie sie Miyake erwähnt und Zimmermann (1893) in seiner Untersuchung über Lilium Martagon als Sichelstadium bezeichnet hat, fehlten in meinen Präparaten vollständig. Nach Strasburger (1895) sind diese Formen nur durch die Fixierung verursachte Kunstprodukte. Er schreibt (S. 159):„ Zur Zeit der Prophase kommt es in den Sporen- und Pollenmutterzellen auch nicht eben selten vor, daß unter dem Einfluß des Fixierungsmittels der Nukleolus gegen die Wandung getrieben wird, sich an derselben abflacht und dann mehr oder weniger sichelförmig erscheint.“ Nach dieser Auffassung wäre das „Sichelstadium“ und demnach auch sein Fehlen in meinen Präparaten ohne Bedeutung. Miyake hat dieser Erscheinung weiter keine Aufmerksamkeit geschenkt.

Digby berichtet (1909) über eine eigentümliche Erscheinung, die während der Synapsis der Pollenmutterzellen regelmäßig auftreten soll. Vom Chromatinknäuel lösen sich unregelmäßige Klumpen los, von Digby „bodies“ genannt, entfernen sich von der Hauptmasse, bleiben jedoch durch Fäden mit ihr in Verbindung, gelangen ins Zytoplasma und dringen nicht selten sogar durch die Zellwand in die Nachbarzelle ein. Solche „bodies“ nun können nach ihr auch vom Nukleolus ausgehen, besonders während der mittleren Stadien der Synapsis: „then it (der Nukleolus) may be studded with buds, some in the act of breaking off (Fig. 9), whilst others may be free in the nuclear cavity (Fig. 7) and others again may have already travelled into the surrounding cytoplasm (Fig. 7).“ Eine Verbindung mit dem Kern oder dem Nukleolus ließ sich nicht nachweisen. Kurz nach ihrer Ablösung färben sich die „bodies“ bei Anwendung von Farbgemischen wie der Nukleolus (they take up an acid stain), dagegen, wenn sie im Zytoplasma liegen, wie das Chromatin. Allmählich werden sie anscheinend vom Zytoplasma absorbiert.

Bei Miyake und Mottier fehlt auch nur die geringste Andeutung, daß sie etwas Aehnliches gesehen hätten; auch in meinen Präparaten war von „chromatin bodies“ nichts zu bemerken. Strasburger (1895) erwähnt aber S. 159 - 160, daß es in Kernen von Pollen- und Embryosackmutterzellen, die sich im Stadium der Synapsis befinden, infolge der Fixierung nicht selten zu Ausstoßungen von Substanz kommt, „welche der Kernwandung von außen in dem fixierten Zustand entweder noch ansitzt oder von ihr getrennt und in der Umgebung verstreut sich zeigt.“ . . . . . „Die Substanz, die in solchen Präparaten an die Kernwand gedrängt wird, reagiert Farbstoffen gegenüber wie Chromatin.“ Um derartige Kunstprodukte handelt es sich vielleicht auch bei den Digbyschen „chromatin bodies“.

Bei Beginn der Spindelbildung zerfällt nach Miyake und Digby der Nukleolus in viele kleine Stücke, die teils vom Kern, teils vom Zytoplasma resorbiert werden. Wenn die bipolare Spindel ausgebildet ist, findet man von ihnen nichts mehr.

In meinen Präparaten waren solche Zerfallsstadien nicht

aufzufinden. Es scheint vielmehr, daß der Nukleolus ebenso wie in der somatischen Teilung ohne besondere Lösungserscheinungen plötzlich verschwindet. Extranukleare Nukleolen habe ich ebenso wenig wie Digby und Miyake beobachtet. Dagegen treten besonders nach der ersten Reduktionsteilung im Zytoplasma zahlreiche, relativ große Körner auf, die sich mit Heidenhainscher Färbung nach kurzer Differenzierung ganz ähnlich wie Nukleolen färben. Auch Digby hat solche Gebilde in ihrer Fig. 72 abgebildet und als „refractive granules" erwähnt. Wahrscheinlich handelt es sich um Chromatophoren (in ungefärbten Schnitten war in den Pollenkörnern mit Chloraljod Stärke nachweisbar). Solche Gebilde treten nun, freilich kleiner und vereinzelter, schon während der Anaphase auf und könnten für Reste von Nukleolen gehalten werden. Bei längerer Differenzierung mit Eisenalaun bleiben sie jedoch viel schwächer gefärbt als Nukleolen von gleicher Größe; ebenso treten sie mit der von mir benutzten Montgomeryschen Färbung nur wenig hervor; am stärksten wird der äußere Rand gefärbt.

Nach der heterotypischen Teilung werden in den Tochterkernen gewöhnlich 2 Nukleolen gebildet, die vor der Metaphase der homöotypischen Teilung wieder gelöst werden. In den Kernen der jungen Tetraden treten dann wieder 1—2 Nukleolen auf. Dieselben Beobachtungen haben auch Miyake und Digby gemacht.

Der vegetative Kern des reifen Pollenkorns hat meist amöboide Gestalt und ist ziemlich arm an Chromatin, die Körner sind teils perlschnurartig angeordnet, teils zu größeren, unregelmäßigen Klumpen vereinigt. Es sind 1—2 Nukleolen mit einem Gesamtvolumen von 27 μ^3 (10 Messungen, Max. 27, Min. 16) vorhanden.

Die Antheridiummutterzelle liegt als spindelförmiges Gebilde in der Mitte der Mikrospore neben dem vegetativen Pollenkern. Ihr Kern macht den Eindruck eines Prophasekerns. Die Chromosomen hängen meist durch Fäden zusammen. Der Nukleolus ist klein, etwa 5 μ^3, und zuweilen von amöboider Gestalt; in manchen Kernen fehlt er ganz.

Zusammenfassung.

1. *Vor der ersten Reduktionsteilung treten in den Pollenmutterzellen gewöhnlich mehrere Nukleolen auf. Am Ende der Synapsis sind dagegen nur 1—2 Nukleolen von größerem Gesamtvolumen vorhanden. Die während der Synapsis sichtbaren hantelförmigen Nukleolen sind daher wahrscheinlich Verschmelzungsformen.*

2. *Vor der Spindelbildung verschwindet der Nukleolus anscheinend plötzlich ohne vorherige Zerfallserscheinungen. Extranukleare Nukleolen kommen nicht vor.*

Die Nukleolen während der Entwicklung des Embryosacks und des Endosperms.

Die Reifungsteilungen in den Embryosackmutterzellen haben Schniewind-Thies (1901) und Digby (1909) untersucht. Nach ersterem macht eine Embryosackmutterzelle zuerst eine heterotypische Teilung durch; jede der beiden Tochterzellen teilt sich darauf homöotypisch. Jede der vier Enkelzellen kann zum Embryosack werden. Bei Galtonia besteht somit noch eine vollständige Homologie zwischen der Entwicklung der Pollenzellen und der Embryosackzellen. Im Embryosack erfolgen dann drei typische Kernteilungen, die zur Bildung der sieben Embryosackzellen führen.

Die Nukleolen verhalten sich nach Schniewind-Thies und nach Digby's kurzen Angaben anscheinend ebenso wie in den Reduktionsteilungen der Pollenmutterzellen. Die Erscheinung der „chromatin bodies" hat Digby in den Embryosackmutterzellen nicht gefunden. Ich selbst habe die Bildung des Embryosacks nicht untersucht.

Die Kerngröße der reifen, noch unbefruchteten Eizelle ist etwa 11/8, das Volumen des Nukleolus 32 (5 Messungen, Max. 37, Min. 25). Die beiden Kerne der unbefruchteten Nährsackzelle verschmelzen miteinander zu einem Kern, dieser während der Befruchtung mit einem der beiden Geschlechtskerne. Vorher messen die Kerne etwa 17/12, das Volumen des 6/5 großen Nukleolus beträgt 74 (10 Messungen, Max. 102, Min. 52.) Die Größe des aus drei Kernen entstandenen Kerns der befruchteten

Nährsackzelle oder des Archesperms beträgt etwa 22/16, die des einzigen, wahrscheinlich aus der Verschmelzung von zwei Kernkörpern hervorgegangenen und stark gewachsenen Nukleolus 10/9, sein Volumen 456 (6 Messungen, Max. 520, Min. 421). Von allen Zellarten besitzt also das Archesperm bei weitem den größten Nukleolus.

Nach der Befruchtung beginnt die Nährsackzelle rasch zu wachsen und das Nuzellusgewebe zu verdrängen. Im Innern bildet sich eine große Vakuole aus, die vom zytoplasmatischen Wandbelag umschlossen wird. In diesem Wandbelag liegen viele Kerne verteilt, die durch wiederholte freie Kernteilung aus dem Archespermkern hervorgegangen sind. Die Teilungen folgen rasch aufeinander, doch nicht bei allen Kernen gleichzeitig; vielmehr schreitet der Vorgang in bestimmter Richtung fort, so daß man im Wandbelag Kerne in allen Phasen der Teilung finden und das Stadium jedes einzelnen Kerns leicht bestimmen kann. In den Kernen der späteren Telophasen und der Interphasen kommen in der Regel 2—3 Nukleolen vor, während in den späteren Prophasen, nach Ausbildung der Chromosomen, stets nur ein einziger Nukleolus vorhanden ist, dessen Inhalt das Gesamtvolumen der 2—3 Nukleolen aus den vorhergehenden Stadien gewöhnlich übertrifft. Da aber auch hier die Prophasenukleolen meist etwas unregelmäßige Umrisse aufweisen, könnten sie vielleicht gequollen sein. Außerdem sind nun während der Interphasen und besonders während der Prophasen hantel- und sanduhrförmige Nukleolen sehr häufig, so daß man hier an einer Verschmelzung der Nukleolen kaum zweifeln kann.

Die Kerne liegen in den vielkernigen Protoplasten der großen Nährsackzelle ziemlich gleichmäßig verteilt. Erst nachdem diese nahezu den endgültigen Umfang des später aus ihr hervorgehenden Endosperms erreicht hat, sondert sich das Zytoplasma in radialer Richtung um die Kerne herum; zwischen den Kernen treten Verbindungsfäden auf, in denen Zellplatten angelegt werden, und schließlich zerfällt der vielkernige Protoplast in viele einkernige Zellen. Darauf teilen sich die Kerne auch in radialer Richtung nach innen, tangentiale Zellwände werden ausgebildet und auf diese Weise eine zweite Schicht von Endospermzellen angelegt. Sämtliche Endospermzellen teilen

sich nun fortgesetzt so lange, bis die ganze ehemalige Nährsackzelle von Endospermgewebe ausgefüllt ist. In einer Spalte des Endosperms liegt der etwa 2 mm lange Embryo. Der Samen wächst danach immer noch etwas infolge Vergrößerung der Endospermzellen, die sich mit Reservestoffen füllen. Im reifen Samen enthalten die Zellen des Endosperms fettes Oel und reichlich Aleuronkörner, aber keine Stärke Das Oel färbt sich mit Jodjodkalium rotbraun und löst sich in absolutem Alkohol. Die Zellwände sind durch Auflagerung von Kohlehydratlamellen, die als Reservestoff dienen, stark verdickt und mit großen, netzartig angeordneten Tüpfeln durchsetzt (vergl. Schlickum S. 14).

Die Größen der Kerne und Nukleolen ändern sich während der Entwicklung des Endosperms recht beträchtlich. Im vielkernigen Protoplasten jugendlicher Samenanlagen sind die Kerne kleiner als im Endosperm des reifen Samens. In einer Samenknospe von 2 mm Länge und 1,5 mm Breite betrug die mittlere Kerngröße 12/9, das Volumen des Nukleolus 52 (Max. 65, Min. 47). In einem Samen von 4 mm Länge und 3 mm Breite begann gerade die Vielzellbildung. Die Sonderung des Zytoplasmas ließ die Abgrenzung der Zellen schon erkennen; in einem Teil des Wandbelags hatte bereits die Anlage der Zellwände begonnen. Die Kerne hatten in diesem Stadium nahezu ihre endgültige Größe von 17/4 erreicht. Zu Beginn der Vielzellbildung betrug das Gesamtvolumen der Nukleolen 101 (15 Messungen, Max. 117, Min. 69), unmittelbar nach Anlage der Zellwände nur noch 75 (Max. 91, Min. 47). Wenn die Endospermbildung nahezu beendet ist, aber noch Zellteilungen stattfinden, beträgt das Gesamtvolumen der Nukleolen in ruhenden Kernen ungefähr noch 65 (Max. 75, Min. 37). In der Regel ist ein einziger Nukleolus vorhanden, doch sind, besonders in den Kernen der äußeren Zellschichten, auch 3—4 Nukleolen nicht selten.

Die 17/14 großen Kerne des reifen, mit Reservestoffen gefüllten Endosperms enthalten meist einen Nukleolus mit einem Volumen von 56 (Max. 83, Min 28); er ist also kaum größer als in den Kernen des jungen Wandbelags. Die äußerste Endospermschicht fällt durch ihre kleinen Zellen auf. Ihre Kerne messen nur 10/9, das Gesamtvolumen der Nukleolen nur 15

(10 Messungen, Max. 21, Min. 9,5). Auch die in unmittelbarer Nähe des Embryo liegenden Zellschichten sind kleiner und enthalten auch kleinere Kerne und Nukleolen.

Bei der Keimung werden die Reservestoffe gelöst, am raschesten die Kohlehydratlamellen. Gleichzeitig werden aber auch die Nukleolen verbraucht; ihre Größe nimmt schon sehr stark ab, wenn die Zellen noch Kohlehydratlamellen und Aleuron enthalten.

Die zur Untersuchung verwendeten Samen waren Ende Juni in Töpfen mit feuchten Sägespänen ausgesät worden.

a) 10 Tage nach der Aussaat, als der Keim 1 cm lang war, betrug die Kerngröße in den mittleren, größten Endospermzellen 16/13, das Gesamtvolumen der Nukleolen nur noch 13 (Max. 29, Min. 6). Am stärksten macht sich anfangs die Abnahme in den äußersten Endospermschichten bemerkbar. Die Messungen wurden in der Mittelzone ausgeführt, weil hier die Nukleolen am größten sind und daher die Abnahme am einwandfreiesten erkennen lassen. Aleuronkörner waren noch reichlich vorhanden, die Zellwände noch durch Kohlehydratlamellen verdickt.

b) 17 Tage nach der Aussaat, als das Keimblatt 5 cm, die Wurzel 3,5 cm lang war, betrug die mittlere Kerngröße nur noch 13/10, das Gesamtvolumen nur 2,7 (Max. 4, Min. 1,7), die Dichte des Chromatins hatte ebenfalls abgenommen. Kohlehydratlamellen waren nicht mehr zu erkennen, Aleuron nur noch spärlich vertreten.

c) 20 Tage nach der Aussaat war das Keimblatt 7 cm, die Wurzel 4 cm lang. Die Größe der Kerne hatte sich auf 12/9 vermindert, die Zahl der Chromatinkörner noch weiter ababgenommen. Die meisten Kerne enthielten keine Nukleolen mehr, in einzelnen waren jedoch noch 1—2 kleine Nukleolen bis zu 1 μ im Durchmesser vorhanden. Reservestoffe waren nicht mehr zu erkennen.

Zusammenfassung:

1. *Den größten in der Pflanze vorkommenden Nukleolus besitzt die befruchtete Nährsackzelle.* Sein Volumen erreicht fast das Achtfache der größten in den übrigen Geweben auftretenden Nukleolen.

2. *Im jungen Endosperm sind die Nukleolen größer als in den ausgewachsenen Zellen des Endosperms reifer Samen;* das Maximum erreichen sie kurz vor dem Zerfall des vielkernigen Protoplasten.

3. Während der Vielzellbildung tritt eine plötzliche Abnahme des Nukleolarvolumens ein.

4. *Bei der Keimung werden die Nukleolen des Endosperms vollständig verbraucht. Schon kurz nach Beginn der Keimung, wenn der Samen noch reichlich Reservestoffe enthält und der Keim erst 1 cm lang ist, hat ihr Volumen um mehr als 75% abgenommen.*

Die Nukleolen im Embryo und in der Keimpflanze.

Im ruhenden Samen liegt der Embryo in einer 2—3 mm langen Spalte des Endosperms. Die Zellen der Epidermis sind in der Längsrichtung des Embryo gestreckt. Die Größe ihrer Kerne beträgt 8/7, das Volumen der Nukleolen 11 (10 Messungen, Max. 16, Min. 5). Eiweißkristalle fehlen.

Unter der Epidermis liegen mehrere Schichten meristematischer Zellen, die später das zentrale Parenchym bilden; im Innern sind an ihren gestreckten Zellen die Anlagen der beiden Leitbündel zu erkennen. Die Kerngröße des Leitbündelparenchyms beträgt 12/5, das Gesamtvolumen der Nukleolen 8 (10 Messungen, Max. 14, Min. 5). Eiweißkristalle fehlen.

In dem 1 cm langen Keim des im vorigen Kapitel beschriebenen Keimstadiums a) waren die Epidermiszellen des zylindrischen, etwas keulenförmig angeschwollenen Saugers bedeutend gestreckter als im ruhenden Embryo. Die Kerngröße war auf 10/8 gewachsen, das Gesamtvolumen der Nukleolen dagegen auf 6 (15 Messungen, Max. 10, Min. 4) gesunken. Eiweißkristalle waren in fast allen Kernen vorhanden.

Genauer untersuchte ich eine Keimpflanze des Stadiums b). In den Kernen der noch mehr gestreckten Epidermiszellen des Saugers betrug das Gesamtvolumen des Nukleolen nur noch 4 (10 Messungen, Max 8, 6, Min. 1,7). Eiweißkristalle waren noch regelmäßig vorhanden, doch hatte ihre Masse anscheinend abgenommen.

Unter der Epidermis lagen 2—3 Schichten nahezu würfelförmiger Parenchymzellen, die dem Assimilationsparenchym des Leiters entsprechen. Die Kerngröße betrug 12/10, das Gesamtvolumen der Nukleolen 4 (10 Messungen, Max. 8, Min. 2,5).

Nach innen folgten 3—4 Schichten großer, etwas gestreckter Zellen von zentralem Parenchym. Die Kerngröße betrug 17/13, das Gesamtvolumen der Nukleolen 10 (Max. 16, Min 6). Eiweißkristalle kamen nur vereinzelt vor.

Die gestreckten Kerne des Leitbündelparenchyms hatten die mittleren Durchmesser 19 und 6 μ, ihre Nukleolen ein Gesamtvolumen von 11 (Max. 16, Min 5). Einige Kerne enthielten 3—5 große, bis über 10 μ lange Eiweißkristalle, dagegen waren ihre Nukleolen entweder kleiner als 1 μ im Durchmesser oder fehlten ganz.

Wie bereits beschrieben, war das Endosperm in diesem Stadium fast ausgesogen; das durchschnittliche Gesamtvolumen der Nukleolen erreichte nur 2,7 μ^3, war also kleiner als in der Epidermis des Saugers. Ein Vergleich der Größenverhältnisse der Nukleolen zeigt, daß sie in der Nähe der Leitungsbahnen am größten sind und um so kleiner werden, je weiter das Gewebe davon entfernt liegt, also ganz wie es dem Aussaugungsvorgang entspricht.

Der zylindrische assimilierende Leiter ist, wie anfangs erwähnt, im wesentlichen wie ein Laubblatt gebaut. Im untersuchten Stadium hatten die Epidermiszellen eine Länge von 0,3—0,5 mm und enthielten Kerne von durchschnittlich 18/14 μ Größe, in denen stets reichlich Eiweißkristalle vorhanden waren. Das Gesamtvolumen der Nukleolen betrug 13 (10 Messungen, Max. 16, Min. 8).

Der Epidermis schlossen sich 2—3 Schichten von Assimilationszellen an, deren Kerne eine durchschnittliche Größe von 11/8 erreichten und regelmäßig Eiweißkristalle führten. Das Gesamtvolumen der Nukleolen betrug 3,7 (10 Messungen, Max. 5, Min. 2).

Das Innere des Keimblattes wurde von etwa 4 Kreisen großzelliger, gestreckter Parenchymzellen ausgefüllt. Die Kerngröße betrug hier 22/18, das Gesamtvolumen der Nukleolen 17

(Max. 21, Min. 13,5). Eiweißkristalle kamen nur in wenigen Kernen vor.

Die Größe der langgestreckten Kerne des Leitbündelparenchyms betrug 18,6, das Gesamtvolumen der Nukleolen 5 (10 Messungen, Max. 7,5, Min. 4). Auch hier traten Kerne mit großen, stabförmigen Eiweißkristallen auf, deren Nukleolen bedeutend kleiner waren oder überhaupt fehlten.

Aus einem Vergleich des Keimblattes mit dem Laubblatt blühreifer Pflanzen ergibt sich, daß die Größenverhältnisse der Zellen und Kerne entsprechender Gewebe ungefähr dieselben sind, während das Gesamtvolumen der Nukleolen im Keimblatt erheblich geringer ist als im Laubblatt. Dagegen führen die Kerne fast aller Gewebe des Keimblattes mehr oder weniger Eiweißkristalle, während solche im Laubblatt nur im Siebteilparenchym auftreten.

Das Verhalten der Nukleolen bei der typischen Kernteilung.

Ueber die typische Kernteilung von Galtonia candicans liegen mehrere Arbeiten vor, da sich bei ihr Teilungsvorgänge wegen der relativ großen Kerne und der niedrigen Chromosomenzahl leicht beobachten lassen. Für Chromosomenstudien ist sie besonders wegen der ungleichen Größe der Chromosomen interessant; es werden nämlich 12 große und 4 kleine Chromosomen gebildet (Näheres und Literatur bei C. H. A. Müller 1912).

Die typische Kernteilung wurde von Farmer und Digby (1910) am Meristemkegel der Wurzelspitzen, von Strasburger (1906) an ganz jungen Samenanlagen, die noch keine Integumente gebildet hatten, untersucht. Meine eigenen Beobachtungen wurden, wie bereits beschrieben, ebenfalls an der Wurzelspitze und außerdem am vielkernigen Wandbelag des Archesperms angestellt.

Ueber die Teilungsvorgänge in der Wurzelspitze von Galtonia unter anormalen Verhältnissen liegen zwei Arbeiten vor: Georgevitch (1910) untersuchte den Einfluß extremer Tem-

peraturen, Kemp (1910) die Einwirkung von Chloralhydrat auf die Zellteilung.

Ich gebe nun eine Darstellung der Teilungsvorgänge bei Galtonia nach der angeführten Literatur und füge meine eigenen Beobachtungen zum Vergleich und zur Ergänzung hinzu.

Wirklich ruhende Kerne zeigen in lebendem Zustande eine feinpunktierte Grundmasse, in der in der Regel ein bis zwei annähernd kugelige Nukleolen als stärker lichtbrechende Körper liegen. Sie enthalten nach meinen Beobachtungen stets ein oder mehrere „Höhlchen"; diese sind also keine Kunstprodukte, sondern werden durch die Fixierung nur etwas vergrößert. Ein leerer Zwischenraum zwischen Kerngerüst und Nukleolus, wie ihn fixierte Kerne stets aufweisen, ist im Leben nicht vorhanden.

In ruhenden, fixierten Kernen besteht das Gerüst aus zahllosen, stark färbbaren „Chromatinkörnern", die in den Knoten der sich nur blaß färbenden „Netzfäden" liegen. Von den genannten Autoren hat anscheinend nur Strasburger die Kerne in lebendem Zustande beobachtet. Digby und Kemp halten denn auch den chromatinfreien Hof, in dem die Nukleolen fixierter Kerne stets liegen, nicht für eine Folge der Kontraktion durch die Fixierung, sondern für eine natürliche Struktur; Digby sucht seine Entstehung darauf zurückzuführen, daß (S. 731) „the nucleolus may be exuding substances into the nuclear sap, which effectually prevent any of fhe nuclear contents from encroaching on its vicinity"!

Zuweilen sieht man in fixierten Kernen Fäden zwischen dem Nukleolus und dem Kerngerüst, die von Sheppard (1914) bei Hyacinthus und Wager (1904) bei Phaseolus als wichtige Gebilde umständlich beschrieben werden. Man darf sie jedoch nicht als Beweis für einen funktionellen Zusammenhang zwischen Chromatin und Nukleolus ansehen; vielmehr deuten sie nur darauf hin, daß im Leben Nukleolus und Kerngerüst eng beieinander liegen.

Wie erwähnt, ist gewöhnlich ein relativ großer Nukleolus, seltener zwei kleinere Nukleolen von kugeliger Gestalt vorhanden. Kemp hat die merkwürdige Vorstellung, daß im letzteren Fall der Nukleolus sich geteilt hätte. Er schreibt (S. 784): „the

nucleoli, which are surrounded by a conspicuous clear space, are generally devided into two or three bodies".

Abgesehen von den „Höhlchen" erscheinen die Nukleolen homogen. Nur Digby (S. 731) gibt an, daß in ihnen stärker lichtbrechende Körner und Flecke aufträten. Was das Vorkommen der Höhlchen betrifft, so habe ich sie in mit Eosin und Säurefuchsin gefärbten Nukleolen in allen Geweben und in allen Kernteilungsstadien gesehen, in denen Nukleolen auftreten; mit Heidenhainscher Färbung werden sie erst nach längerer Differenzierung sichtbar. In den großen Nukleolen des Endosperms und der Fruchtwandung habe ich bis zu 10 Höhlchen gezählt.

Bei Beginn der Prophase wird das Chromatin grobkörniger, die Zahl der Körner immer geringer, während ihre Größe mehr und mehr zunimmt (vergl. Fig. 2 f), bis schließlich die normale Zahl von homogenen Chromosomen gebildet ist. Chromosomenzentren oder Prochromosomen, um die sich das Chromatin zusammenzieht, wie z. B. Lundegardh (1912a) für Allium cepa und Cucurbita beschreibt, wurden bei Galtonia nicht beobachtet. Strasburger erwähnt (S. 7) ausdrücklich, daß solche dichteren Teile, die ungefähr mit der späteren Chromosomenzahl übereinstimmen, im Kerngerüst von Galtonia fehlen.

Der Nukleolus, anfangs rund und glattrandig, nimmt allmählich amöboide Gestalt an (Fig. 2 f—i). Aus dem mehrfach erwähnten Auftreten von sanduhrförmigen Nukleolen (Fig. 2 g) während der frühen Prophasen schließt Digby, daß die Nukleolen sich teilten. Sie schreibt (S. 730): „Nuclei with one or two nucleoli may be found throughont the prophases, but it has often been observed, that those nuclei, which start with but one nucleolus, possess themselves of two, by direct division of the nucleolus. This happens in early prophase. The nucleolus becomes slightly indented, then hourglass-shaped and finally breaks into two." Da sie aber zu ihren Untersuchungen nur fixiertes Material benutzt hat, kann sie die verschiedenen Stadien nicht an ein und demselben Kern beobachtet und mithin auch keine Zweiteilung des Nukleolus gesehen haben. Die mehrfach von mir hervorgehobene Beobachtung, daß gegen Ende

der Prophase stets nur ein einziger und relativ großer Nukleolus vorhanden ist (Fig. 2 h, i), dürfte mit einer Teilung kaum in Einklang stehen, sondern eher auf eine Verschmelzung hinweisen.

Daß der Nukleolus an der Bildung der Chromosomen beteiligt ist, wird in keiner der über Galtonia erschienenen Arbeiten behauptet. Digby und Georgevitch führen jedoch Abbildungen auf, in denen Nukleolen mit Chromosomen in Verbindung zu stehen scheinen. Wahrscheinlich sind sie durch Fixierung verklebt worden. Bei guter Fixierung habe ich nie eine morphologische Beziehung zwischen Nukleolus und Chromosomen beobachtet.

Nach Ausbildung der Chromosomen ist der Nukleolus stets noch vorhanden, solange die Kernmembran noch sichtbar ist, und zwar ohne daß eine Größenabnahme zu bemerken wäre (Fig. 2 h, i). Schon daraus würde man schließen dürfen, daß er an dem Aufbau der Chromosomen nicht beteiligt sein kann, wie Scheppard und Wager behaupten.

Kurz nach Auflösung der Kernmembran verschwindet der Nukleolus außerordentlich rasch, ohne daß man Lösungsstadien beobachten könnte. So stellt wenigstens Strasburger das Verschwinden des Nukleolus dar und schließt daraus, er werde durch die Berührung mit dem Zytoplasma gelöst. Da gleichzeitig die Spindelfasern sichtbar werden, hält er es für höchst wahrscheinlich, daß diese aus der Nukleolarsubstanz gebildet werden. Nach Digby dagegen ist der Nukleolus bei Galtonia stets (constantby) noch vorhanden, wenn die Spindelfasern schon hervortreten und die Chromosomen sich zur Kernplatte angeordnet haben. Er soll dabei in der Regel durch ein Chromosom ins Zytoplasma gestoßen werden (vergl. ihre Fig. 1). Eben vor Vollendung der äquatorealen Anordnung verschwindet er dann mit erstaunlicher Schnelligkeit (amazing rapidity), ohne irgend eine Spur zu hinterlassen. Wie im Kapitel über das Epiblem näher ausgeführt wurde, habe ich nur in seltenen Fällen noch nach Ausbildung der Kernplatte einen relativ kleinen Nukleolus im Zytoplasma liegen sehen. Gewöhnlich verschwindet der Nukleolus jedenfalls kurz nach Lösung der Kernmembran.

Wie alle Autoren angeben, trennen sich nun die schon

während der Prophase sichtbar gewordenen Chromosomenhälften (Fig. 2 k), wandern nach entgegengesetzten Polen, sammeln sich dort und bilden zunächst ein wirres Knäuel. Die zwei Paar kleinen Chromosomen sind dabei den übrigen in der Bewegung voraus; sie trennen sich zuerst und erreichen zuerst die Pole. Nachdem die Chromosomen an den Polen angelangt sind, treten nach Digby zwischen den Spindelresten und in der Umgebung der Tochterkerne stark lichtbrechende, intensiv färbbare Körner auf, die sie für die Reste des ausgestoßenen Nukleolus halten möchte (vergl. ihre Fig. 16, 17, 18). Strasburger erwähnt nichts davon; auch ich habe nie derartige Körner gesehen.

Nachdem die Tochterkerne sich mit einer Membran umgeben haben, treten in ihnen kleine Nukleolen auf, die rasch an Größe zunehmen. Nach Digby sind es ein bis zwei „Chromatin"nukleolen. Sie sagt (S. 730): „At an early stage of chromosome disintegration either one or two 'chromatin' nucleoli are found, evidently by the flowing together of the substance of portions of chromosomes." Woraus sie das schließt, gibt sie nicht an, wahrscheinlich aber daraus, daß die kleinen Nukleolen der Telophase sich mit Flemmings Dreifarbenfärbung und der ebenfalls von ihr benutzten Methylenblau-Eosinfärbung wie das Chromatin, also blau färben, während die größeren Nukleolen am Ende der Telophase rot gefärbt werden. Daß dieses verschiedene Verhalten bei Doppelfärbungen wahrscheinlich nur auf der verschiedenen Größe der Nukleolen beruht und jedenfalls nicht auf chemische Aenderungen schließen läßt, habe ich bereits im ersten Kapitel ausgeführt. Nach Strasburger treten während der frühen Telophase mehrere Nukleolen auf, deren Färbbarkeit bei den von ihm benutzten Färbemethoden mit zunehmender Größe wächst, während gleichzeitig das Färbungsvermögen der Chromosomen abnimmt. Strasburger neigt zu der Annahme — er drückt sich allerdings sehr unbestimmt aus — daß die Chromosomen eine stark färbbare Substanz enthalten, die bei ihrer Zerteilung im Nukleolus konzentriert werde und mit der sie bei ihrer Neubildung in der Prophase durchtränkt werden; darauf wäre denn auch die ebenfalls von Kemp und Digby erwähnte Beobachtung zurückzuführen, daß während der Prophase die Färbbarkeit des Nukle-

olus abnimmt. Nach meinen Beobachtungen ist die relative Färbbarkeit der Nukleolen in allen Teilungsstadien gleich. Das Verhalten verschieden großer Nukleolen habe ich im ersten Kapitel zu erklären versucht.

Es ist noch einiges über das Verhalten der Nukleolen bei der Teilung unter anormalen Verhältnissen zu sagen. Georgevitch untersuchte Wurzelspitzen von Galtonia, die längere Zeit bei hoher Temperatur (bis + 40° C.) gewachsen waren. Die Kernteilungen gingen rascher vor sich; die Spindelfasern waren kräftiger ausgebildet. Häufig begann die nächste Teilung schon ehe die Zellwand angelegt war, so daß zweikernige Zellen entstanden.

Bei niederer Temperatur (fünfstündiges Wachstum bei + 1,7° C.) wurden mehr Nukleolen gebildet als unter normalen Verhältnissen. Statt ein bis zwei Nukleolen hat Georgevitch bis zu 5 Nukleolen von einem größeren Gesamtvolumen als in normalen Zellen gesehen. Er hat jedoch weder Messungen gemacht, noch gibt er an, wie häufig ungefähr Kerne mit einer größeren Anzahl von Nukleolen auftraten. Schrammen (1902) erwähnt für Vicia faba ebenfalls, daß bei niederer Temperatur Zahl und Masse der Nukleolen zunähme; auch er führt keine näheren Tatsachen dafür an.

Nach Georgevitch ist der Nukleolus in der Wurzelspitze von Galtonia bei niederer Temperatur noch während der Anaphase vorhanden und steht in enger Verbindung mit den auseinanderweichenden Chromosomen, so daß er in Richtung der Pole zu langen Fäden ausgezogen wird (vergl. seine Fig. 14 und 15), die sich von Chromosomen dadurch unterscheiden, daß sie mit Flemmings Orangeverfahren rot gefärbt werden.

Kemp hat die Einwirkung von Chloralhydrat auf die Zellteilungen von Galtonia geprüft, indem er Wurzelspitzen 1 h in eine 0,75%ige Lösung von Chloralhydrat eintauchte und dann unter normalen Bedingungen weiter wachsen ließ. Er wiederholte somit eigentlich nur die Versuche, die Nemec (1904) an Vicia faba, Pisum sativum und Allium cepa angestellt hatte, ohne im wesentlichen andere Ergebnisse zu erzielen. 22 h und selbst noch 44 h nach dem Eintauchen in Chloralhydrat sah er Zellen mit 2 Kernen; der eine davon wies in der Regel eine

sehr unregelmäßige Anordnung des Chromatins auf, während die Nukleolarsubstanz auf viele kleine Kügelchen verteilt war. Dieser Kern befand sich im Zustande der Degeneration. Das schließt Kemp besonders daraus, daß in einigen Zellen außer einem normalen Kern im Zytoplasma unregelmäßige Chromatinmassen vorkamen, die er als die Reste des zweiten Kerns ansieht. Wie erwähnt, schließt Kemp aus dem Vorkommen von 2 oder 3 Nukleolen in einigen Kernen, daß eine Teilung des Nukleolus stattfände. Uebrigens gibt schon Nemec (S. 705) an, daß der Nukleolus durch die Chloralisierung zur Teilung angeregt würde, ebenfalls ohne Gründe dafür anzuführen.

Daß das Auftreten mehrerer Nukleolen kein Beweis für eine Teilung ist, geht daraus hervor, daß während der Telophase in den jungen Tochterkernen zunächst immer mehrere Nukleolen gebildet werden.

Ebenso unbegründet ist es, wenn Digby aus dem Auftreten von hantelförmigen Nukleolen auf eine Teilung des Nukleolus schließt. Vielmehr sahen wir, daß in den Stadien, welche dem Auftreten der hantelförmigen und gestreckten Nukleolen vorhergehen, in den frühen Telophasen, den Interphasen und in den frühen Prophasen, allgemein die Zahl der Nukleolen größer ist als in den Stadien, die dem Erscheinen jener Formen folgen; ich erinnere an die Teilungsvorgänge im Epiblem, im jungen Endosperm und an die Synapsis. Mit größter Wahrscheinlichkeit sind deshalb jene Nukleolen als Verschmelzungsformen anzusehen. Diesen Standpunkt vertreten auch Miyake und Strasburger.

Nukleolen und Eiweißkristalle.

Ganz kurz will ich noch auf die Beziehung der Nukleolen zu den Eiweißkristallen hinweisen, die in den Kernen vieler Gewebe von Galtonia candicans vorkommen. Schon Leitgeb (1886) fand sie in allen oberirdischen Organen, dagegen nicht in den Zwiebeln und Wurzeln von Galtonia. Am größten und häufigsten sind sie nach ihm in den Perigonblättern während der Blütezeit; nach dem Verblühen werden sie daraus gelöst.

Je weiter ein Organ von der Blüte entfernt steht, desto kleiner und seltener werden die Eiweißkristalle. Daraus schließt Leitgeb, die Kristalle stellten einen Reservestoff dar, der beim Blühen der Pflanze verbraucht werde.

Leitgeb's Angaben über die Verteilung der Nukleolen in den Geweben von Galtonia sind nicht ganz zutreffend. Einerseits fand ich auch in den unterirdischen Teilen Eiweißkristalle, so im Epiblem, im äußeren Perimparenchym und im Siebteilparenchym der Wurzel; andererseits konnte ich in den Deckblättern der Blüten keine Eiweißkristalle nachweisen, in den Laubblättern nur im Siebteilparenchym. Außerdem treten sie in allen Geweben der Keimpflanze auf. Sie werden nicht nur aus den Kronenblättern gelöst, wenn diese verblüht sind, sondern aus jedem Organ, ehe es abstirbt.

Ueber die Entstehung dieser Kristalle liegen keine Beobachtungen vor. Digby schreibt zwar (1910 S. 732): „In Galtonia these 'structures' apparently originate from the nucleolus", ohne jedoch diese sicher unrichtige Behauptung irgendwie zu begründen. Nur so viel konnte ich im Epiblem der Wurzel feststellen, daß die Eiweißkristalle in den jüngsten Kernen, in denen sie auftreten, klein und unregelmäßig im Umriß sind, während sie in den älteren Kernen deutlichere Kristallform besitzen.

Eine auffallende Beziehung besteht zwischen dem Vorkommen der Nukleolen und Eiweißkristalle. In den Geweben des ruhenden Embryo fehlen die Eiweißkristalle vollständig, treten dagegen nach der Keimung in allen Geweben des Saugers auf, während gleichzeitig die Nukleolen kleiner geworden sind. Die Mesophyllkerne der Perigonblätter enthalten in der Jugend größere Nukleolen und weniger Eiweißkristalle als zur Blütezeit. Im Siebteilparenchym des Keimblatts, der Wurzel und der Laubblätter findet man Kerne, die große Eiweißkristalle enthalten, in denen aber die Nukleolen ganz fehlen oder doch viel kleiner sind als in den Kernen derselben Zellart; die keine Kristalle führen. Die Größe der Kristalle kann hier bis zu 15 μ Länge und 2 μ Breite erreichen.

Im Siebteilparenchym absterbender und zwei Monate lang

etiolierter Laubblätter findet man selbst in den noch gesunden Kernen der Basis keine Eiweißkristalle mehr, wohl aber noch Nukleolen. Ebenso konnte ich feststellen, daß die Eiweißkristalle aus den Perigonblättern und der Fruchtwandung vor den Nukleolen gelöst werden.

Literatur.

Digby, L.: Observations on 'chromatin bodies' and their relation to the nucleolus in Galtonia candicans Desne. Ann. of Bot. 23, London 1909. S. 491—503.

The somatic, premeiotic and meiotic nuclear divisions of Galtonia candicans. Ann. of Bot. 24, 1910. S. 727 - 756.

Ebeling, M.: Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. Flora. 68. Jahrg. 1885. S. 179—202.

Farmer, J. B. and Digby, L.: On the somatic and heterotype mitoses in Galtonia candicans. Rept. Brit. Assoc. Adv. Sc., Sheffield 1910, S. 778—779.

Georgevitch, P.: Ueber den Einfluß von extremen Temperaturen auf die Zellen der Wurzelspitze von Galtonia candicans. Beih. z. Bot. Zentralbl. 25, 1. Abt. 1910. S. 127—136.

Kemp, H. P.: On the question of the occurrence of 'heterotypical reduction' in somatic cells. Ann. of. Bot. 24. 1910. S. 775—803.

Klebs, G.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuch. a d. bot. Inst. z. Tübingen, I. Bd. 1881—1885.

Lee u. *Mayer:* Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. Berlin 1910. 4. Aufl.

Leitgeb, H.: Kristalloide in Zellkernen. Mitt. a. d. bot. Inst. z. Graz, Heft 1 1886, S. 115—122.

Lundegardh, H.: 1912 a, Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. für Zellforsch. IX, S. 206—330.

Meyer, A.: Praktikum der botanischen Bakterienkunde. Jena 1903.

Erstes mikroskopisches Praktikum. 3. Aufl. Jena 1915.

Miyake, K.: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 42, 1906, S. 83—117.

Montgermery, Th. H.: Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphol. XV, Boston 1899.

Mottier, D. M: The development of the heterotypic chromosomes in pollen mothercells. Ann. of. Bot. 21, 1907 S, 309—349.

Müller, C. H. A.: Kernstudien an Pfianzen II. Arch. f. Zellforsch. VIII, 1912, S, 30—51.

Nemec, B.: Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb.f, wiss. Bot. 39, 1904 S. 645—705.

Sheppard, E. J.: The disappearence of the nucleolus in mitosis. Journ. roy. micr. Soc. 5., 1909, S. 551—554.

Schlickum, A.: Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanze der Monokotylen. Bibliotheca botanica Heft 35, 1896; auch Dissertation Marburg 1896.

Schniewind-Thies, J.: Die Reduktion der Chromosomenzahl und die folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901.

Schrammen, Fr. R.: Über die Einwirkungen von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von Vicia faba. Dissertation Bonn 1902,

Schumann, K.: Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß, Leipzig 1890.

Strasburger, E.: Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot. 28, 1895, S. 151—203. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 42, 1906, S. 1—70.

Wager, H.: The nucleolus and nuclear division in the root-apex of Phaseolus. Ann. of. Bot. 18, 1904, S. 29—53.

Zimmermann, A.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Bd. II. Heft. 1, 1893.

Lebenslauf.

Am 5. April 1892 wurde ich, *Wilhelm Johannes Ernst Christoph Kiehn*, als Sohn des Postsekretärs *Christoph Kiehn* und seiner Ehefrau *Bertha* geb. *Hetzelt* zu Hamburg geboren. Ich bin hamburgischer Staatsangehöriger und lutherischer Konfession. Von Ostern 1899 bis Michaelis 1902 besuchte ich die Seminarschule am Grindelhof und trat dann in die Sexta der Oberrealschule vor dem Holstentore über, die ich Michaelis 1911 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Vom W.-S. 1911/12 bis Ostern 1913 studierte ich in Marburg, im Sommer 1913 in München, vom W.-S 1913/14 an wieder in Marburg Mathematik und Naturwissenschaften. Anfang Oktober 1914 wurde ich zum Heeresdienst einberufen, nahm am Krieg gegen Frankreich teil und wurde im Februar 1915 am rechten Knie schwer verwundet. Nach einjährigem Aufenthalt im Lazarett wurde ich im März 1916 als dauernd untauglich entlassen und kehrte im folgenden Sommer nach Marburg zurück, wo ich mich besonders den vorliegenden Untersuchungen widmete. Am 27. Juni 1917 bestand ich das Rigorosum; meine Nebenfächer waren Chemie und Zoologie. Seit dem 1. April 1917 bin ich Assistent am hiesigen botanischen Institut.

Meine akademischen Lehrer waren:

In Marburg: *v. Auwers, Bauer, Bock, v. Dalwigk, Diels, Hartmann, Hensel, Jenner, Kayser, Korschelt, A. Meyer, Natorp, Richarz, Schenck, Schücking, Schultze-Jena, Thiel, Zincke;*

In München: *Brentano, v. Drygalski, v. Reichenbach, Rothpletz, Weinschenk, Wölfflin.*

Allen meinen akademischen Lehrern, insbesondere Herrn Geheimrat *Meyer*, spreche ich meinen besten Dank aus.